ISSN 0722-3773

NEUE ENTOMOLOGISCHE NACHRICHTEN

Biologie, Verhalten und wirtschaftliche Bedeutung von Parasiten schädlicher Lepidopteren auf den Kapverden

von

Otto Mück

D - 7538 Keltern, 1. Aug. 1985
Einzelpreis 40,-

18

BIOLOGIE, VERHALTEN UND WIRTSCHAFTLICHE BEDEUTUNG VON PARASITEN SCHÄDLICHER LEPIDOPTEREN AUF DEN KAPVERDEN

Dem Fachbereich Biologie der Technischen Hochschule Darmstadt

zur
Erlangung der Würde eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)
vorgelegte
Dissertation

eingereicht von

Otto Mück

aus Erlenbach am Main

Berichterstatter: Prof. Dr. Fred Klingauf
Mitberichterstatter: Prof. Dr. Heinz Schmutterer
Prof. Dr. Alfred Buschinger
Tag der Einreichung: 3. Juni 1985
Tag der mündlichen Prüfung: 19. Juli 1985

Darmstadt 1985
- D 17 -

NEUE ENTOMOLOGISCHE NACHRICHTEN

Gegründet Mitte 1982 (ISSN 0722-3773). Eine Zeitschrift mit wissenschaftlichen Beiträgen zur Entomologie.

Verlag Erich Bauer, Siedlung 15, D-7538 Keltern

Herausgeber: Erich Bauer und Clemens Brandstetter.

Satz und Gestaltung: Erich Bauer
Druck: Ducke Offsetdruck GmbH, Darmstadt
Bindearbeiten: Willi Hofmann, Darmstadt.

Erscheinungsweise: unregelmäßig; Jahresumfang ca. 350 S.
Jahresbezugspreis: DM 75,- einschl. Porto. Einzelhefte: Preis unterschiedlich.
Bankverbindung: Postscheckamt Karlsruhe 189400-756
Überweisungen aus dem Ausland: nur auf dem Postweg!

Bestellungen und Schriftwechsel: z.Z. an folgende Anschrift:
Erich Bauer, Am Bienenpfad 6 a, D 6845 Groß-Rohrheim.

SCHRIFTENTAUSCH ERWÜNSCHT!

Inhalt

Einleitung

Die vorliegende Arbeit wurde am Centro de Estudos Agrários in São Jorge dos Orgãos, Santiago, Kapverden, im Rahmen des Projekts "Integrierter Pflanzenschutz" (PN 77.2144.2) der Deutschen Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH durchgeführt. Ziel der Arbeit ist, Grundlagen der integrierten Schädlingsbekämpfung auf den Kapverden herauszuarbeiten, vor allem in Hinsicht auf lokale Parasiten und deren Rolle in einem Konzept, wie es dem Projekt zugrunde liegt. Da Schadlepidopteren in den wichtigsten Kulturen auf den Kapverden eine wesentliche Bedeutung zukommt, befaßt sich die vorliegende Studie mit den natürlichen Gegenspielern dieser Gruppe. In Felderhebungen zu Beginn der Arbeit stellte sich heraus, daß den Parasiten im Vergleich zu Prädatoren und Pathogenen ein hoher Stellenwert als Antagonisten zukommt. Der Teilbereich der biologischen Schädlingsbekämpfung im Pflanzenschutzprojekt konzentrierte sich bisher im wesentlichen auf die Einfuhr und Einbürgerung von Parasiten aus fremden Faunenbereichen. Jedoch war über das Vorkommen und die Bedeutung einheimischer Parasiten kaum etwas bekannt. Eine nähere Erforschung der Parasitenfauna von Schadlepidopteren war daher im Rahmen einer Grundlagenforschung und zur Unterstützung der Projektarbeit erforderlich.

2 Einführung in die Probleme der Landwirtschaft auf den Kapverden

2.1 Allgemeine Informationen

Als südlichster der nordatlantischen Archipele, die oft unter der Bezeichnung "Makaronesien" zusammengefaßt werden, liegen die Kapverden zwischen 14,5° und 17,5° nördlicher Breite, rund 500 km vor der Küste Senegals (22,5° - 25.5° westlicher Länge). Der Archipel setzt sich aus zehn Inseln und einigen kleinen Felseilanden zusammen. Santo Antão, São Vicente, das unbewohnte Santa Luzia, São Nicolau, Sal und Boavista bilden die Gruppe über dem Winde (Barlavento); Brava, Fogo, Santiago und Maio die Gruppe unter dem Winde (Sotavento). In Abbildung 1 ist die Lage der Inseln skizziert.

Die gesamte Oberfläche ist 3.851 km^2 groß, wovon 1.026 km^2 auf die Hauptinsel Santiago entfallen. Gegenwärtig bevölkern etwa 300.000 Menschen den Archipel.

Die Inseln sind vulkanischen Ursprungs und bestehen überwiegend aus Vulkaniten des Miozäns. Auf den drei östlichen Inseln Sal, Boavista und Maio sind durch die Vulkanaktivität ältere Sedimente an die Oberfläche gehoben worden.

Eine gute Einführung in die Biogeografie und Flora der Kapverden gibt CHEVALIER (1935). Flora und Fauna sind überwiegend äthiopischer Natur. Pflanzen mit saharo-sindischer Verbreitung dominieren, während kanaro-madeirische und mediterrane Faunenelemente sowie Endemen von untergeordneter Bedeutung sind (LOBIN 1982). Ein ähnliches Bild ergibt sich für die Fauna, bei der die äthiopischen Arten ebenfalls im Vordergrund stehen (LINDBERG 1956; NYSTRÖM 1958; SARAIVA 1961; GEISTHARDT 1984). Hieraus läßt sich ersehen, daß der Begriff "makaronesisch" in biogeografischer Hinsicht für die Kapverden bedeutungslos ist. Viele Arten, vor allem bei den Insekten, sind erst in jüngster

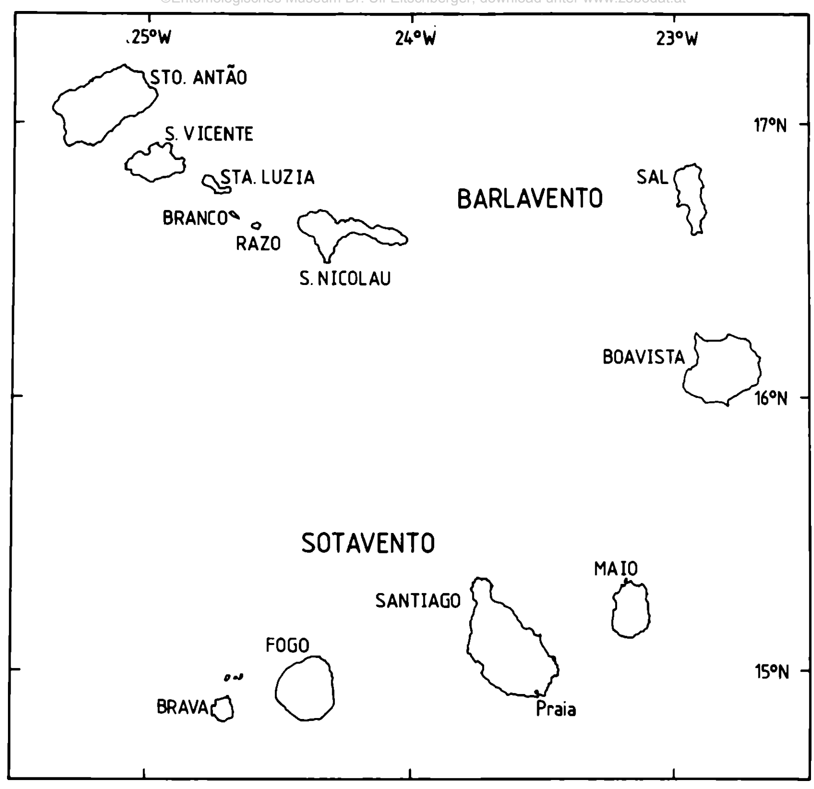


Abb. 1: Karte der Kapverdischen Inseln.

Zeit auf die Kapverden aus den verschiedensten Gebieten eingeschleppt worden und verursachen zum Teil als Schädlinge große Probleme.

Das Klima ist vor allem durch die Lage im Tropengürtel geprägt, jedoch sind die Temperaturen durch den ozeanischen Einfluß gemildert. Die monatlichen Temperaturmittel liegen bei 20 - 26°C an niedrig gelegenen Orten. Den größten Teil des Jahres hindurch herrschen Passatwinde von de Azoren vor, während im Winter der als Harmattan bekannte Sahara-Wind auftritt. Infolgedessen sind Niederschläge selten. Regenfälle treten im Sommer bei Südwest-Monsun auf. Sie sind unregelmäßig, da der Monsun oft nicht bis zu den Kapverden vordringt. Abbildung 2 gibt einen Eindruck von den jährlichen Niederschlagsmengen in São

Jorge dos Orgãos auf der Insel Santiago, einem aufgrund seiner Lage in etwa 300 m Höhe im Zentrum der Insel in Hinblick auf Regen begünstigten Ort.

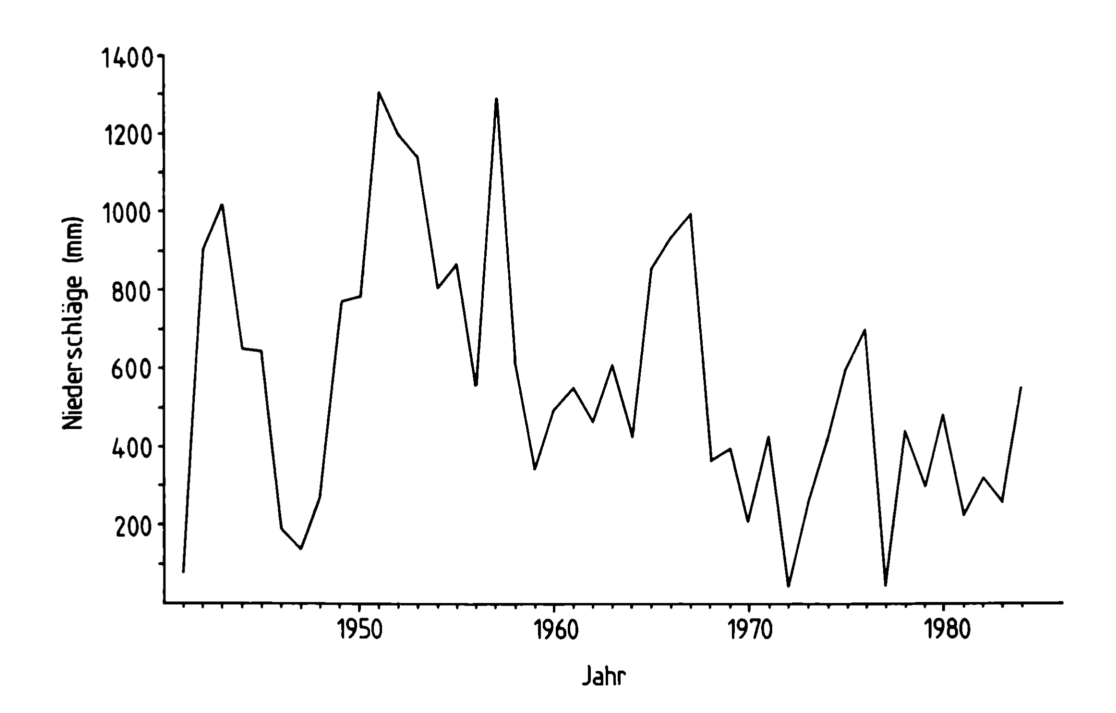


Abb. 2: Jährliche Niederschläge seit 1941, gemessen in São Jorge dos Orgãos, Santiago (Quelle: MDR, AGRHYMET, Departamento de Agriclimatologia e Hidrologia, Praia).

Infolge der geringen Niederschlagsmenge und der Irregularität der Regenfälle ist das Ökosystem höchst instabil und die Landwirtschaft voller Risiken. Nicht selten sind die Mühen der Bauern bei der Aussaat im Trockenfeldbau vergebens.

Die wichtigsten Kulturen des Trockenfeldbaus sind Mais und die Bohnenarten *Vigna unguiculata* (L.), *Phaseolus lunatus* (L.), sowie *Dolichos lablab* L. Wegen ihres Nährwertes und ihrer Verwendbarkeit beim Erosionsschutz gewinnt die Straucherbse

(=Kongobohne) (*Cajanus cajan* (L.)) zunehmend an Bedeutung. In Jahren mit genügend Niederschlägen werden daneben Maniok und Süßkartoffeln kultiviert. Auf der Insel Fogo hat der Anbau von Rizinus zur Ölgewinnung regionale Bedeutung. Die verholzten Teile der Pflanzen finden als Brennmaterial Verwendung.

Mais und Bohnen werden stets in Mischkultur angebaut; Strauch-erbsen finden sich oft eingestreut an schwerer zugänglichen Hängen. Die Aussaat beginnt im letzten Julidrittel, vor den Regenfällen. Die Erfahrungen der letzten Jahre veranlassen viele Bauern, erst nach dem ersten Regen zu säen, so daß die Aussaat beträchtlich verzögert werden kann. In guten Jahren kann der Mais Ende Oktober / Anfang November geerntet werden und die Bohnen bis gegen Ende Februar. Die Erntemengen schwanken sehr stark mit der Menge und Verteilung der Niederschläge. So wurden zum Beispiel 1978 und 1979 1.000 bzw. 9.000 Tonnen Mais produziert. Im gleichen Zeitraum wurden im Rahmen der Nahrungsmittelhilfe 33.095 bzw. 15.000 t Mais eingeführt (ANONYMUS 1982)

Hauptsaison für die Gemüseproduktion im bewässerten Anbau ist der Winter (November - März), jedoch findet auch außerhalb dieser Zeit ein Anbau in begrenztem Umfang statt. Die Zentren des Bewässerungslandbaus sind die Inseln Santiago und Santo Antão mit einem Anteil von 975 bzw. 714 ha an der bewässerten Gesamtfläche von 1.789 ha (ANONYMUS 1982) Weitere Angaben zur Verteilung bewässerter Kulturen auf den Kapverden sind in PIRES & KLEIN-KOCH (1978) enthalten. Wichtige Gemüsekulturen sind Kohl, Kürbisse, Tomaten, Zwiebeln, Knoblauch, Möhren und Paprika; außerdem werden Kartoffeln, Süßkartoffeln, Maniok, Bohnen, Mais, Erdnüsse, Tabak und Zuckerrohr zur Alkoholgewinnung im Bewässerungslandbau produziert (ANONYMUS 1982).

Bananen bilden die wichtigste Obstkultur mit einer Jahresproduktion von 9.000 bzw. 7.500 t in den Jahren 1978 und 1979. Daneben werden folgende Obstarten häufig angebaut: Mango, Papaja, Avocado, Guajave und Agrumen. Nicht zu unterschätzen ist die Bedeutung der Früchte von *Zizyphus mauritiana* Lam.

(Rhamnaceae), die jedoch im allgemeinen wild wachsen.

Zusammenfassend läßt sich zur Nahrungsmittelproduktion festhalten, daß einem geschätzten Jahresbedarf von 45.000 t Mais eine Durchschnittsproduktion von 24.000 t in günstigen, von 15.000 t in mäßigen und von 1.000 t in schlechten (=trockenen) Jahren gegenübersteht. Während z.B. 1967 mit 992,5 mm Regen (gemessen in São Jorge) noch 69,8 % der konsumierten Nahrungsmittel im Land produziert werden konnten, sank die Zahl auf 3,5 % im Jahr 1977 (44,1 mm Regen). Diese Zahlen mögen genügen, um die Auswirkungen der gegenwärtigen Dürre auf die Landwirtschaft der Kapverdischen Inseln zu veranschaulichen.

Während im Trockenfeldbau im Normalfall keine Pflanzenschutz- und Düngemittel Anwendung finden, kommt die Gemüseerzeugung im Bewässerungsanbau ohne diese nicht aus. Allerdings ist die Nachfrage nach Dünger aus Kostengründen gering (so wurden z.B. auf Santiago 1981 insgesamt 576 Sack Dünger verkauft (ANONYMUS 1981)). Eine Aufstellung des Insektizidverbrauchs in den Jahren von 1970 - 1979 ist in LOBO LIMA & KLEIN-KOCH (1981) enthalten. Aus dieser Aufstellung geht hervor, daß der größte Teil der aufgeführten Mengen im staatlichen Programm zur Heuschreckenbekämpfung verwendet wurde.

2.2 Integrierter Pflanzenschutz

Seit 1978 besteht am Centro de Estudos Agrários in São Jorge dos Orgãos ein integriertes Pflanzenschutzprojekt, an dem die Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH maßgeblich beteiligt ist. Aus der Arbeit des Projekts ist besonders hervorzuheben die Erprobung und Anwendung von Biopräparaten wie DIPEL und ELCAR und die Einfuhr und Freilassung von Parasiten aus anderen Faunenbereichen.

DIPEL, ein Präparat auf der Basis von *Bacillus thuringiensis* Berliner, wurde vor allem in Kohl ausgiebig getestet und erwies sich gegen *Plutella xylostella* (L.) und *Trichoplusia ni* (Hübner) als besonders wirksam, ohne nachteilige Wirkungen auf

lokale oder eingeführte Nützlinge erkennen zu lassen (MÜCK 1985). ELCAR, ein *Heliothis*-Kernpolyedervirus-Präparat, wurde im Jahr 1982 in Tomatenkulturen gegen *Heliothis armigera* (Hübner) eingesetzt und bewährte sich außerordentlich gut (MÜCK 1985). Aufgrund dieser positiven Resultate wurden beide Produkte in das Verkaufsprogramm der staatlichen Vertriebsorganisation FAP aufgenommen, die auf den Kapverden das Monopol für den Verkauf von Pflanzenbehandlungsmitteln, Saatgut, etc., innehat. Die Biopräparate wurden von den Bauern gut angenommen, und gegen *H. armigera* in Tomaten findet mittlerweile ausschließlich ELCAR Anwendung.

Neben Bioziden werden vom integrierten Pflanzenschutzprojekt auch selektive chemische Insektizide wie das Blattlausmittel PIRIMOR propagiert.

Die biologische Schädlingsbekämpfung mit Hilfe von eingeführten Nützlingen bietet sich für die Kapverden aus zweierlei Gründen an: Zum einen können diese Organismen dort wirksam werden, wo Behandlungen im herkömmlichen Sinn schwer durchführbar sind oder sich nicht lohnen (schwer zugängliche Standorte, Mischkulturen), und zum anderen ist diese Maßnahme nicht mit Kosten für den einzelnen Bauern verbunden.

Seit Projektbeginn wurden 18 Arten von Insektenparasiten aus anderen Faunenbereichen importiert (Tabelle 1), von denen mindestens vier als etabliert betrachtet werden können (*Biosteres longicaudatus*, *Cotesia marginiventris*, *C. vestalis* und *Tetrastichus sokolowskii*).

Tab. 1: Seit 1981 vom Projekt "Integrierter Pflanzenschutz" auf die Kapverden eingeführte Insektenparasiten.

FAMILIE Art	Wirte und befallenes Stadium
BRACONIDAE	
Apanteles etiellae (Muesebeck)	*Etiella zinckenella*, Pyralidae (Raupe)
Apanteles kazak Telenga	*Heliothis* spp. (Raupe)
Apanteles sesamiae Cameron	*Sesamia* spp., Noctuidae, Pyralidae (Raupe)
Opius concolor Szépl.	*Dacus frontalis*, Tephritidae (Larve)
Biosteres longicaudatus Ashmead	*Dacus frontalis*, Tephritidae (Larve)
Bracon cajani (Muesebeck)	Pyralidae, Gelechiidae (Raupe)
Bracon tuberiphagae (Muesebeck)	Pyralidae, Gelechiidae (Raupe)
Cotesia marginiventris Cresson	Noctuidae (Raupe)
Cotesia vestalis (Haliday) =*Apanteles plutellae* (Kurdjumov)	*Plutella xylostella* (Raupe)
Microgaster plutellae (Muesebeck)	*Plutella xylostella* (Raupe)
Phanerotoma bennetti Muesebeck	*Etiella zinckenella*, Pyralidae (Ei)
ICHNEUMONIDAE	
Eiphosoma annulatum Cresson	Pyralidae (Raupe)
Hyposoter didymator (Thunberg)	Noctuidae u.a. (Raupe)
TRICHOGRAMMATIDAE	
Trichogramma achaeae Nagaraja & Nagarkatti	*Plutella xylostella*, Noctuidae (Ei)

EULOPHIDAE	
Tetrastichus sokolowskii (Kurdjumov)	*Plutella xylostella* (Raupe, Präpuppe)
Pediobius furvus (Gahan)	*Sesamia* spp., Noctuidae, Pyralidae (Puppe)
SCELIONIDAE	
Telenomus remus Nixon	*Spodoptera* spp., Noctuidae, Pyralidae (Ei)
BETHYLIDAE	
Parasierola sp.	Pyralidae, Tortricidae (Raupe)

Für den Rückfund von *Telenomus remus* steht die Bestätigung der vorläufigen Bestimmung noch aus. Einen Überblick über die zwischen 1981 und 1983 vorgenommenen Freilassungen geben VAN HARTEN & MIRANDA (in Vorbereitung), während LOBO LIMA & VAN HARTEN (in Vorbereitung) den aktuellen Stand der biologischen Schädlingsbekämpfung auf den Kapverden sowie einige Zukunftsperspektiven vermitteln.

Weitere Ansätze der integrierten Schädlingsbekämpfung, die im Projekt verfolgt werden, sind die Erforschung, der Schutz und die Förderung der lokalen Parasiten- und Prädatorenfauna, die Auswahl von resistenten Sorten (z.B. bei Straucherbsen) und kulturelle Maßnahmen wie z.B. die Variation der Pflanztiefe und Bewässerungsintervalle bei Süßkartoffeln zum Schutz vor *Cylas puncticollis* (Boheman).

3 Die Schadlepidopteren und ihre natürlichen Gegenspieler

Lepidopteren nehmen sowohl nach der Zahl der Schädlingsarten als auch nach den verursachten Schäden eine Schlüsselstellung in der Landwirtschaft der Kapverden ein. Von den übrigen Insektenordnungen sind vor allem die Homopteren (besonders Coccoidea) wichtig und einige Orthopteren. Die meisten anderen Ordnungen stellen auf den Kapverden nur einzelne Hauptschädlinge, wie z.B. *Nezara viridula* L. (Hemiptera), *Cylas puncticollis* (Boheman) (Coleoptera) und *Dacus frontalis* Becker (Diptera). Pflanzenkrankheiten treten im trockenen Klima der Kapverden an Bedeutung hinter den Schädlingen zurück. Hervorzuheben sind Virosen (z.B. bei Tomaten oder Mais) und Pilzkrankheiten wie Mehltau an Tabak, Cucurbitaceen und anderen Kulturen.

In Anhang 1 folgt eine systematische Auflistung der auf den Kapverden festgestellten Schadlepidopteren mit ihren Wirtspflanzen. Da die schädlichen Makrolepidopteren der Kapverden mit Beschreibungen, Angaben zur Biologie, Verhalten, Schadbildern, etc., an anderer Stelle abgehandelt werden (MÜCK et al. in Vorbereitung), soll im folgenden nur kurz auf feldentomologische Beobachtungen der wichtigeren Arten eingegangen werden.

3.1 Informationen über die Schadlepidopteren in den einzelnen Kulturen

3.1.1 Trockenfeldbau

Wenn auch die größte Bedrohung für die Kulturen des Trockenfeldbaus von der Dürre ausgeht, die in vielen Jahren ein vorzeitiges Absterben vor allem der Maispflanzen bewirkt, tragen die Schädlinge doch erheblich zur Reduktion der ohnehin kargen Erträge bei. In Tabelle 2 sind die wichtigsten Schadraupen im Trockenfeldbau der Kapverden zusammengefaßt.

Tab. 2: Schädliche Lepidopterenarten im Trockenfeldbau auf den Kapverdischen Inseln.

KULTUR Schädlingsart (Familie)	Schäden*
MAIS	
Heliothis armigera (Hübner) (Noctuidae)	
Heliothis peltigera (Denis & Schiffermüller)	
Sesamia nonagrioides (Lefebvre) (Noct.)	
Spodoptera exempta (Walker) (Noct.)	
Plusiinae (Noct.)	
BOHNEN	
Acrocercops caerulea Meyrick (Gracillariidae)	
Etiella zinckenella (Treitschke) (Pyralidae)	
Lamprosema indicata (Fabricius) (Pyr.)	
Maruca testulalis (Geyer) (Pyr.)	
Lampides boeticus (L.) (Lycaenidae)	
Acherontia atropos L. (Sphingidae)	
Heliothis armigera (Hübner)	
STRAUCHERBSE	
Caloptilia soyella v. Deventer (Grac.)	
Marasmarcha pumilio Zeller (Pterophoridae)	
Etiella zinckenella (Treitschke)	
Maruca testulalis (Geyer)	
Lampides boeticus (L.)	
Heliothis armigera (Hübner)	
SÜSSKARTOFFEL	
Brachmia convolvuli Walsingham (Gelechiidae)	
Gen. sp. indet. (Pter.)	

RIZINUS

Cryptophlebia leucotreta Meyrick (Tortricidae)

Olethreutes wahlbergiana Zeller (Tort.)

Phycita ?eremica Amsel (Pyr.)

Cryptoblabes gnidiella Mabille

Thalassodes digressa (Walker) (Geometridae)

*Schäden: *** starke und häufige Schäden
mäßige oder gelegentliche Schäden
leichte Schäden

Im Mais werden die größten Schäden durch Raupen von *H armigera* verursacht, die durch ihren Fraß die Kolben zerstören und durch Verunreinigung mit Kot sekundäre Pilzinfektionen (z.B. mit *Aspergillus* sp.) erleichtern. Die Raupen fressen daneben auch an anderen Organen der Pflanze, vor allem den männlichen Blüten.

In manchen Jahren treten Raupen von *S exempta*, kurz nachdem der Mais aufgegangen ist, in beträchtlichen Mengen auf und fressen viele der jungen Pflanzen vollständig ab. Meist bricht die Population nach der ersten Generation (infolge Krankheiten?) zusammen und die zweite Generation bleibt bedeutungslos. Es gibt Jahre, in denen der Schädling überhaupt nicht in Erscheinung tritt. Eine Einwanderung der Falter mit dem vom Kontinent kommenden Monsun scheint die Ursache der sporadischen Ausbrüche zu sein.

Der Stengelbohrer *S nonagrioides* verursacht gelegentlich das Umknicken der Maisstengel, ist aber im Trockenfeldbau weniger häufig als in bewässertem Mais, wo er in großen Mengen auftreten kann.

Auf der Straucherbse findet man, ebenso wie auf anderen Bohnenarten, einen ganzen Komplex von Schadlepidopteren, wobei vor allem die Arten, die die Hülsen zerstören, ins Gewicht fallen.

L boeticus legt seine Eier zu Beginn der Vegetationsperiode auf die Knospen und Blüten der Straucherbse. Feldstudien Ende 1982 zeigten, daß die Pflanzen durch die Raupen dieses Lycaeniden mindestens 10 % der Knospen verloren, die aber offensichtlich durch neue ersetzt werden können. Die folgenden Generationen von *L boeticus* ernähren sich hingegen vorzugsweise von den Samen und verursachen dadurch größere Schäden als die erste.

E. zinckenella kann als der bedeutendste Schädling der Schoten und Körner betrachtet werden, während *L. boeticus* und *H armigera* meist an zweiter und dritter Stelle stehen. Aufsammlungen von Schoten, die im August 1982 im Innern der Insel Santiago (Picos, Assomada) vorgenommen wurden, zeigten, daß die erwähnten Arten für den Verlust von etwa der Hälfte der grünen und drei Viertel der reifen Samen verantwortlich zu machen sind.

M. testulalis wurde während der dreijährigen Studien auf Santiago nicht gefunden, doch trat sie im Januar 1985 auf Santo Antão in solchen Mengen auf, daß sie bei weitem der wichtigste Schädling der Straucherbse war. Die Lebensweise der Raupen von *E zinckenella* und *M testulalis* ist sehr ähnlich, doch sind die grünen bis pupurroten Raupen von *E zinckenella* leicht von den cremefarbenen Raupen von *M testulalis* mit ihren braunen Flecken zu unterscheiden. Die Verpuppung findet bei *E zinckenella* im Boden statt, und bei *M testulalis* in einem feinen Gespinst in der Schote.

L indicata ist bisweilen gegen Ende der Bohnensaison der häufigste Falter im Feld überhaupt. Die Raupen spinnen die Blätter zusammen und lassen sie frühzeitig welken, doch tritt der Befall in einem so späten Stadium auf, daß er wohl kaum die Produktion beeinflussen dürfte. In bewässerten Bohnen erscheint *L indicata* regelmäßiger als im Trockenfeldbau.

Die großen Minen von *A. caerulea* nehmen oft einen beträchtlichen Teil der Blattoberfläche von Bohnen ein, so daß die Blattfunktionen (Photosynthese, Gasaustausch, etc.) stark eingeschränkt werden. Der Blattminierer der Straucherbse, *C, soyel-*

la, ist hingegen von untergeordneter Bedeutung.

3.1.2 Bewässerungslandbau

Bei der zur Zeit auf den Kapverden vorherrschenden Dürre sin die bewässerten Kulturen von ausschlaggebender Bedeutung fü die Landwirtschaft. Infolgedessen wurde ihre Fläche in de letzten Jahren beträchtlich ausgedehnt. Da die mikroklimati schen Bedingungen in den bewässerten Feldern für die Entwick lung von Insekten ideal sind, sind diese Kulturen den Angriffe von Schadinsekten in stärkerem Maß ausgesetzt als die de Trockenfeldbaus. In Tabelle 3 ist eine Aufstellung der Schad lepidopteren der bewässerten Kulturen zu finden.

Tab. 3: Schädliche Lepidopterenarten im Bewässerungslandbau au den Kapverdischen Inseln.

KULTUR Schädlingsart (Familie)	Schäden
GEMÜSEKULTUREN	
KOHL	
Opogona sacchari (Bojer) (Lyonetiidae)	
Plutella xylostella (L.) (Plutellidae)	
Hellula undalis (Fabricius) (Pyr.)	
Heliothis armigera (Hübner)	
Discestra trifolii (Hufnagel) (Noct.)	
Spodoptera exigua (Hübner) (Noct.)	
Spodoptera littoralis (Boisduval)	
Trichoplusia ni (Hübner) (Noct.)	
Trichoplusia orichalcea (Fabricius)	

TOMATE

Phthorimaea operculella (Zeller) (Gel.)
Agrotis segetum Denis & Schiffermüller (Noct.)
Chrysodeixis acuta (Walker) (Noct.)
Chrysodeixis chalcites (Esper)
Heliothis armigera (Hübner)
Trichoplusia ni (Hübner)
Trichoplusia orichalcea (Fabricius)

KÜRBIS

Spenarches caffer Zeller (Pter.)
Diaphania indica (Saunders) (Pyr.)
Chrysodeixis chalcites (Esper)
Heliothis armigera (Hübner)
Spodoptera littoralis (Boisduval)

ZWIEBEL

Agrotis segetum Denis & Schiffermüller
Heliothis armigera (Hübner)

KNOBLAUCH

Cryptophlebia leucotreta Meyrick
Agrotis segetum Denis & Schiffermüller

MÖHRE

Agrotis segetum Denis & Schiffermüller
Chrysodeixis chalcites (Esper)
Heliothis armigera (Hübner)

PAPRIKA

Cryptophlebia leucotreta Meyrick

SALAT

Heliothis armigera (Hübner)
Trichoplusia orichalcea (Fabricius)

MELONE

Opogona sacchari (Bojer)

ROTE BETE

Hymenia recurvalis (Fabricius) (Pyr.)
Discestra trifolii (Hufnagel)
Spodoptera exigua (Hübner)

OKRA

Pectinophora gossypiella (Saunders) (Gel.)
Cryptophlebia leucotreta Meyrick
Sylepta derogata (Fabricius) (Pyr.)
Earias spp. (Noct.)
Heliothis armigera (Hübner)

SONSTIGE KULTUREN

KARTOFFEL

Phthorimaea operculella (Zeller)
Acherontia atropos L.
Agrotis segetum Denis & Schiffermüller
Agrotis spinifera (Hübner)
Chrysodeixis chalcites (Esper)
Heliothis armigera (Hübner)
Trichoplusia ni (Hübner)
Trichoplusia orichalcea (Fabricius)

SÜSSKARTOFFEL

Brachmia convolvuli Walsingham
Onebala lamprostoma Zeller (Gel.)
Chrysodeixis acuta (Walker)

BOHNEN

Acrocercops caerulea Meyrick
Etiella zinckenella (Treitschke)
Lamprosema indicata (Fabricius)
Lampides boeticus (L.)
Acherontia atropos L.

Chrysodeixis chalcites (Esper)
Heliothis armigera (Hübner)

MAIS
Chryptophlebia leucotreta Meyrick
Heliothis armigera (Hübner)
Mythimna loreyi (Duponchel) (Noct.)
Sesamia nonagrioides (Lefebvre)
Plusiinae

ZUCKERROHR
Sesamia nonagrioides (Lefebvre)

ERDNUSS
Heliothis armigera (Hübner)

TABAK
Scrobipalpa heliopa (Lowry) (Gel.)
Ctenoplusia limbirena (Guenée) (Noct.)
Heliothis armigera (Hübner)

Zu den am stärksten dem Raupenfraß ausgesetzten Gemüsekulturen zählt der Kohl (Blattkohl, Weißkohl, Blumenkohl, etc.). Schon im Saatbeet kommt es zu großen Ausfällen durch die Raupen von *H undalis*, die im Stiel der Pflänzchen bohren und dabei oft das Herz zerstören. Nach dem Auspflanzen verursachen *P xylostella* und *T ni* regelmäßig die größten Schäden, wenn auch *H. armigera* bei Massenauftreten kaum zurücksteht.

In Tomatenkulturen ist *H armigera* mit Abstand das bedeutendste Schadinsekt, dem manchmal die Ernte ganzer Felder zum Opfer fällt, wie z.B. im Mai 1984 in Ribeira do Mangue. Feldstudien im Jahre 1982 zeigten, daß 35 - 60 % der Früchte in unbehandelten Feldern befallen waren. *H. armigera* ist eine sehr polyphage Art und vielleicht diejenige, die auf den Kapverden die größten Schäden verursacht.

Auf Sal ist *P operculella* der wichtigste Tomatenschädling. Offensichtlich ist Sal die einzige Insel der Kapverden, wo *P. operculella* Tomaten befällt. Die Gründe dieser Vorliebe sind nicht bekannt, aber es mag eine Rolle spielen, daß Kartoffeln, die häufigste Futterpflanze der Art, auf Sal nicht angebaut werden.

A. segetum kann als der bedeutendste Schädling der Kartoffel auf den Kapverden angesehen werden. Die Bekämpfung der Erdraupen erweist sich wegen der nächtlichen und verborgenen Lebensweise als schwierig. Außer Kartoffeln befallen sie verschiedene Gemüsekulturen wie Tomate, Zwiebeln, Knoblauch und Möhren, wo sie vor allem die Stengel der jungen Pflanzen kurz über dem Boden durchbeißen.

Seit einigen Jahren wird in begrenztem Umfang Okra (*Hibiscus esculentus* L.) angebaut. Es stellte sich heraus, daß diese Kultur problematisch ist, da die Pflanzen für die Baumwollschädlinge sehr attraktiv ist, die auf den Kapverden noch vorhanden sind, wenn auch der Baumwollanbau schon seit Jahrzehnten zum Erliegen gekommen ist. Vereinzelte Büsche, die kaum noch abgeerntet werden, bieten Arten wie *P gossypiella*, *E insulana* (Boisduval), *E biplaga* Walker, *E cupreoviridis* (Walker), u.a. stets Lebensraum.

3.1.3 Obstkulturen

In den letzten Jahren wurde der Obstanbau auf den Kapverden infolge staatlicher Förderung intensiviert. Während zuvor den Obstschädlingen wenig Aufmerksamkeit entgegengebracht wurde, hat nun eine Inventarisierung der Obstschädlinge begonnen. Die ersten Ergebnisse der Aufnahme von Schadraupen sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

Tab. 4: Schädliche Lepidopterenarten im Obstbau auf den Kapverdischen Inseln.

KULTUR Schädlingsart (Familie)	Schäden
AVOCADO	
Cryptophlebia leucotreta Meyrick	
ANNONA	
Cryptophlebia leucotreta Meyrick	
GUAJAVE	
Cryptophlebia leucotreta Meyrick	
Strepsicrates rhotia Meyrick	
AGRUMEN	
Prays citri Millière (Yponomeutidae)	
Cryptophlebia leucotreta Meyrick	
Papilio demodocus Esper (Papilionidae)	
Chlorissa faustinata vermiculata (Warren) (Geom.)	
Chloroclystis derasata (Bastelberger) (Geom.)	
Eublemma ?polygramma (Duponchel) (Noct.)	
Heliothis armigera (Hübner)	
MANGO	
Cryptoblabes gnidiella Mabille (Gel.)	
Chlorissa faustinata vermiculata (Warren)	
Eublemma ?polygramma (Duponchel)	
PAPAJA	
Opogona sacchari (Bojer)	
WEINTRAUBE	
Hippotion celerio L. (Sphing.)	

ZIZYPHUS MAURITIANA

Zizyphia cleodorella Chretien (Gel.)

Ancylis lutescens Meyrick (Tort.)

Phycita pachylepidella Hampson (Pyr.)

Der wichtigste Obstschädling ist zweifellos die überaus polyphage *C leucotreta*. Sie verursacht oft große Ausfälle bei Agrumen, Avocado, Annona und Guajave, wo sie sich durch die Früchte zu den Kernen frißt; daneben miniert sie auch in den Zweigen einiger Bäume. Wie aus den vorigen Kapiteln hervorgeht, befällt *C. leucotreta* darüberhinaus etliche andere Kulturen, so daß sie an Bedeutung wenig hinter *H. armigera* zurücksteht. Eine gezielte Bekämpfung ist wegen der verborgenen Lebensweise der Raupen schwierig.

An Agrumen (Orange, Zitrone, Tangerine) kann *P citri* in solchen Mengen auftreten, daß alle Blüten und jungen Früchte dem Schädlingsfraß anheimfallen. Typisch für diesen Schädling sind die zugesponnenen, mit Kot verunreinigten Knospen und Blüten.

Die Raupen von *P demodocus* können vor allem sehr junge Bäumchen vollständig entlauben, treten aber an herangewachsenen Bäumen niemals in Mengen auf, die die Produktion beeinflussen könnten. Auf den Kapverden werden die großen und relativ auffälligen Raupen oft mit der Hand abgelesen, so daß sich kaum Probleme bei der Bekämpfung ergeben. Eine bildliche Darstellung dieser Art ist auf Farbtafel II zu finden.

Vor allem an jungen Guajavenbäumen richten die Raupen des Blattrollers *S. rhotia* einige Schäden an, da sie sich vorzugsweise von den Triebspitzen ernähren und somit ein normales Wachstum verhindern.

Ältere Stämme von Papaja werden öfters von *O. sacchari* befallen. An den Fraßlöchern entstehen Fäulnisstellen, die sich rasch ausweiten und das Umfallen des ganzen Baumes zur Folge haben. Auf Santo Antão ist *O sacchari* weit verbreitet. In

jüngster Zeit konnte der Schädling auch auf Santiago an Papajas beobachtet werden.

Weitere Angaben zur Schädlingsfauna der Kapverden finden sich in den Arbeiten von SARAIVA (1962), LOBO LIMA (1977) und SCHMUTTERER, PIRES & KLEIN-KOCH (1978).

3.2 Einheimische Parasiten: Arten, Wirte, Lebensweise

Der größte Teil der Schädlinge, die sich heute auf dem Kapverdischen Archipel befinden, wurde wahrscheinlich mit den betreffenden Kulturen in jüngerer Zeit (seit dem 16. Jahrhundert bis heute) eingeschleppt. In den meisten Fällen kamen die Schadinsekten ohne ihre natürlichen Feinde, was sich in der Artenarmut der Parasiten- und Prädatorenfauna äußert. Bislang liegen an Arbeiten über Parasiten nur die Publikationen von HERTING (1958) über Tachinen, HEDQVIST (1965) über Braconiden und FERRIÈRE (1960) über Chalcidoidea vor. Diese Arbeiten beschäftigen sich mit dem Material, das von Lindberg anläßlich seiner Expedition 1953 - 54 gesammelt wurde und beinhalten nur wenig Informationen über die jeweiligen Wirte. Mit der vorliegenden Arbeit soll ein Schritt zur besseren Kenntnis der Parasitenfauna von Schadlepidopteren gemacht werden. In Tabelle 5 sind die Parasiten zusammengefaßt, die bislang auf Schadlepidopteren gefunden wurden, zum größten Teil auf der Insel Santiago. Der Einfachheit halber werden alle diese Arten als "einheimische" Parasiten bezeichnet, auch wenn ihre geografische Verbreitung vermuten läßt, daß sie in historischer Zeit durch den Menschen eingeschleppt wurden. In Anhang 2 befindet sich eine systematische Zusammenstellung der Schädlingsarten mit ihren Primärparasiten. Der Verbleib von Referenzmaterial sowohl von Parasiten als auch von Lepidopteren geht aus Anhang 3 hervor.

Tab. 5: Einheimische Parasiten von Schadlepidopteren auf de Kapverden.

Parasit: ORDNUNG FAMILIE Art	Wirt: Art
DIPTERA	
TACHINIDAE	
Cadurciella ?rufipalpis Villeneuve	*Trichoplusia ni* (Hübner)
Drino ciliata Wulp	*Acherontia atropos* L.
Drino zonata Curran	*Plutella xylostella* (L.)
	Olethreutes wahlbergiana Zeller
	Strepsicrates rhotia Meyrick
	Loxostege nudalis Hübner (Pyr.)
	Tephrina pulinda deerraria Walker
	Thalassodes digressa (Walker)
	Hippotion celerio L.
	Discestra trifolii (Hufnagel)
	Mythimna loreyi (Duponchel)
	Sesamia nonagrioides (Lefebvre)
	Trichoplusia ni (Hübner)
	Trichoplusia orichalcea (Fabricius)
Gonia rufifrons Wiedemann	*Sesamia nonagrioides* (Lefebvre)
	Spodoptera exempta (Walker)
Goniophthalmus halli Mesnil	*Heliothis armigera* (Hübner)

HYMENOPTERA

BRACONIDAE

Aleiodes sp.	*Trichoplusia orichalcea* (Fabricius)
Apanteles progahinga Hedqvist	*Marasmarcha pumilio* Zeller
Apanteles sp.	*Plutella xylostella* (L.)
(*laevigatus*-Gruppe)	*Cryptophlebia leucotreta* Meyrick
	Olethreutes wahlbergiana Zeller
Apanteles sp.	*Brachmia convolvuli* Walsingham
	Lamprosema indicata (Fabricius)
Apanteles hemara Nixon	*Hymenia recurvalis* (Fabricius)
Bracon ?etiellae (de Saeger)	*Etiella zinckenella* (Treitschke)
Bracon spp.	*Brachmia convolvuli* Walsingham
	Maruca testulalis (Geyer)
	Plutella xylostella (L.)
	Prays citri Millière
	Etiella zinckenella (Treitschke)
	Hellula undalis (Fabricius)
	Sylepta derogata (Fabricius)
Homolobus truncatoides van Achterberg	*Agrotis segetum* Denis & Schiffermüller
Phanerotoma sp.	*Etiella zinckenella* (Treitschke)
Gen. sp. indet. (Rogadinae?)	*Prays citri* Millière

TRICHOGRAMMATIDAE

Trichogrammatoidea lutea Girault	*Lamprosema indicata* (Fabricius)
	Papilio demodocus Esper
	Chrysodeixis chalcites (Esper)
	Heliothis armigera (Hübner)
	Trichoplusia ni (Hübner)
	Hippotion celerio L.

EULOPHIDAE	
Elasmus sp. (*albipennis*-Gruppe)	*Lamprosema indicata* (Fabricius)
Euplectrus sp.	*Chrysodeixis acuta* (Walker)
	Chrysodeixis chalcites (Esper)
	Trichoplusia ni (Hübner)
	Trichoplusia orichalcea (Fabricius)
Stenomesius bitinctus Ferrière	*Acrocercops caerulea* Meyrick
Sympiesis ?lindbergi Hedqvist	*Caloptilia soyella* v. Deventer
CHALCIDIDAE	
Hockeria sp.	*Plutella xylostella* (L.)
SCELIONIDAE	
Telenomus demodoci Nixon	*Papilio demodocus* Esper
?*Platytelenomus busseolae* (Gahan)	*Sesamia nonagrioides* (Lefebvre)
BETHYLIDAE	
Goniozus spp.	*Cryptophlebia leucotreta* Meyrick
	Olethreutes wahlbergiana Zeller
	Strepsicrates rhotia Meyrick
	Etiella zinckenella (Treitschke)
	Lamprosema indicata (Fabricius)
	Phycita ?eremica Amsel
HYPERPARASITEN	
ICHNEUMONIDAE	
Stictopisthus sp.	*Apanteles* sp. (*laevigatus*-Gruppe) (*P xylostella*)

EULOPHIDAE

Nesolynx phaesoma (Waterston)	*Apanteles* sp. (*L. indicata*)
	Apanteles hemara (*H. recurvalis*)
	Bracon sp. (*P citri*)
Elasmus sp.	*Apanteles* sp. (*L. indicata*)

PTEROMALIDAE

Pteromalus semotus Walker	*Apanteles* sp (*laevigatus*-Gruppe) (*P xylostella*)
Pteromalus sp.	*Apanteles hemara* (*H recurvalis*)

Diptera: Tachinidae

Zwei Arten von *Cadurciella* (Goniini) sind aus Afrika bekannt. Nach Angaben von Herrn Dr. Herting (pers. Mitteilung) handelt es sich bei der Art, die in einem männlichen Exemplar aus einer Raupe von *T ni* gezogen wurde, um *Cadurciella rufipalpis* Villeneuve. Die Bestimmung erfolgte unter Vorbehalt, da Herr Dr. Herting über kein Vergleichsmaterial verfügt. *C rufipalpis* ist aus dem südlichen Afrika gemeldet (CROSSKEY 1980) über ihre Biologie ist nichts bekannt.

Drino ciliata Wulp (Sturmiini) ist eine weitverbreitete Art der afrotropikalen, orientalischen und australischen Region (CROSSKEY 1980). Im Jahre 1980 wurde von Herrn M. Costa de Rosa eine Präpuppe von *A. atropos* im Feld gefunden, aus der nach drei Monaten circa 80 adulte *D ciliata* schlüpften. Die lange Entwicklungsdauer deutet auf eine Diapause hin. Das Geschlechterverhältnis der geschlüpften Tachinen lag bei 1 ♂ 1,1 ♀♀.

Drino zonata Curran ist aus dem afrikanischen Raum und dem Nahen Osten bekannt (CROSSKEY 1980). Die männlichen Genitalien der kapverdischen Exemplare unterscheiden sich durch die

Schmalheit der Paraloben ein wenig von dem Material aus dem Orient, was Herrn Dr. Mesnil bewogen hat, Die Art als *Drino* sp. n. zu betrachten (pers. Mitteilung) Nach der Meinung von Herrn Dr. Herting sind jedoch die Unterschiede zu gering, um die kapverdische Population als eigene Art anzusehen.

D zonata wurde an mehreren Orten von Santiago zu verschiedenen Jahreszeiten auf den in Tab. 5 angegebenen Wirten gefunden. Obwohl es sich keineswegs um eine seltene Art handelt, wurden meist keine hohen Parasitierungsraten beobachtet. Altlarven von *T ni*, die im Mai 1983 in einem Broccoli-Feld in Achada Fazenda gesammelt worden waren, waren z.B. nur zu 3 % parasitiert.

In einer Aufsammlung von Raupen von Plusiinae aus Kartoffeln in Serrado vom Dezember 1984 (überwiegend *T orichalcea* mit wenigen *T ni*) fanden sich jedoch unter 99 Raupen verschiedener Stadien 36 parasitierte, aus denen insgesamt 61 Larven von *D. zonata* schlüpften (Drei weitere Raupen waren von *Euplectrus* sp. parasitiert) Von den 61 erhaltenen Puparien entwickelten sich 55 zu Imagines.

In Terra Boa (Sal) wurden im Dezember 1983 viele adulte *D zonata* in Nestern von Eumeniden gefunden, die parasitierte Raupen eingetragen hatten, um ihren Nachwuchs damit zu ernähren. Wenn sich die Larven der Eumeniden nicht entwickelten, schlüpften die Tachinen und blieben in den harten Lehmnestern gefangen, wo sie schließlich umkamen. Die große Zahl von in Eumeniden-Nestern gefundenen *D zonata* läßt darauf schließen, daß parasitierte Raupen von den Wespen leichter eingetragen werden als nicht parasitierte. Eine Darstellung der Biologie von *D zonata* folgt in Abschnitt 4.2.2.

Gonia rufifrons Wiedemann (Goniini) wurde in je einem Exemplar aus Puppen von *S. nonagrioides* und *S. exempta* gezogen. Die Gattung *Gonia* legt oberseits schwarze, mikrotype Eier und parasitiert bevorzugt größere Noctuiden-Raupen (HERTING 1960). Das Verbreitungsgebiet von *G rufifrons* umfaßt nach CROSSKEY (1980) China, die afrotropikale Region (einschließlich Kapver-

den), Nordafrika, Südeuropa, den Mittleren Osten, die orientalische Region, Japan, die Molukken, Neuguinea, die Salomoninseln und Australien. Zu den bekannten Wirten zählen so wichtige Schädlinge wie *A. segetum*, *M. loreyi*, *M. unipuncta* (Haworth), *Mamestra brassicae* L., *Spodoptera litura* Fabricius und *H armigera* (HERTING & SIMMONDS 1976, 1980). Während *S exempta* schon als Wirt von *G rufifrons* aus dem südlichen Afrika gemeldet war, handelt es sich bei *S. nonagrioides* um einen neuen Wirtsnachweis.

Goniophthalmus halli Mesnil (Goniini) ist von den Kapverden über das zentrale und südliche Afrika und den Mittleren Osten bis nach Indien und Sri Lanka verbreitet (CROSSKEY 1980) Die Art ist monophag in Raupen von *H armigera*. Es handelt sich um einen solitären Endoparasit, der seine mikrotypen Eier auf die Futterpflanzen seines Wirtes ablegt. Eine detaillierte Schilderung der Biologie dieser Art folgt in Abschnitt 4.2.1.

Hymenoptera: Braconidae

Aleiodes sp. wurde in drei Exemplaren in Raupen des dritten Stadiums von *T orichalcea* gefunden. Die Verpuppung des solitären Endoparasiten findet in der Larvenhaut des Wirtes statt, die ein charakteristisches braunglänzendes Aussehen bekommt.

Apanteles progahinga Hedqvist (Terra typica: Kapverden) findet sich regelmäßig in Raupen von *M pumilio* auf Straucherbsen. Der solitäre Endoparasit konnte bisher nur für diese Wirtsart nachgewiesen werden.

Apanteles sp. (*laevigatus*-Gruppe), ebenfalls ein solitärer Endoparasit, ist der wichtigste einheimische Parasit der Raupen von *P xylostella*. Der Parasit verläßt die Präpuppe des Wirts, nachdem diese ihren Kokon gesponnen hat. Deshalb liegt der *Apanteles*-Kokon stets innerhalb des locker gesponnenen Wirtskokons. Weitere Wirte von *Apanteles* sp. sind *C. leucotreta* und *O. wahlbergiana*.

Unter den Parasiten von *L. indicata* ist *Apanteles* sp. einer der beiden häufigsten. Auf dem Feld wurden Parasitierungsraten von über einem Drittel der Wirtsraupen beobachtet, wobei die Effektivität dieses solitären Parasiten allerdings stark durch die Wirkung von zwei Hyperparasiten eingeschränkt wurde (siehe unten).

Apanteles sp. parasitierte das zweite oder dritte Larvenstadium und verließ den Wirt im dritten oder vierten. Vom Zeitpunkt des Ausbohrens aus dem Wirt bis zum Schlüpfen der adulten Parasiten aus ihrem Kokon vergingen bei den Männchen 6 - 9 Tage (Durchschnitt: 7,3; N = 16) und bei den Weibchen 7 - 10 (Durchschnitt: 8,0; N = 24). Die Imagines schlüpften meist vormittags. Bedingt durch den langen Legebohrer der Weibchen zeigten die Kokons einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus (Abb. 3).

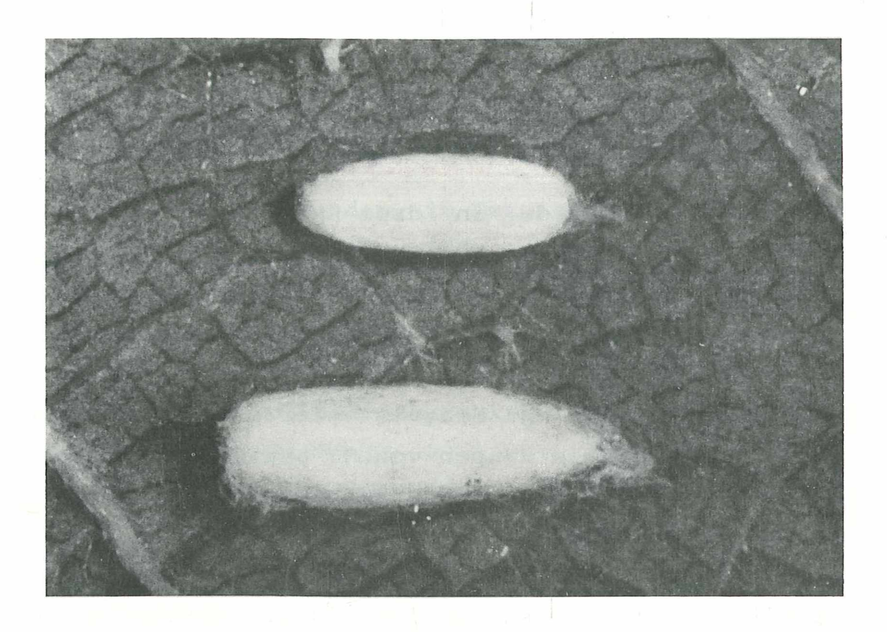


Abb. 3: Kokons von Männchen (oben) und Weibchen (unten) des Parasiten *Apanteles* sp.

Die männlichen Kokons waren 3,5 - 4,6 mm lang (Durchschnitt: 4,0 mm; N = 50), die weiblichen 4,5 - 6,0 mm (Durchschnitt: 5,5 mm; N = 50).

Apanteles hemara Nixon tritt auf Santiago sehr häufig als solitärer Endoparasit von *H recurvalis* an wildwachsenden Wirtspflanzen auf, wie z.B. *Portulaca oleracea* L. oder *Amaranthus* spp. Auf Sal, wo *H. recurvalis* starke Schäden an Roter Bete hervorruft, konnte *A. hemara* nicht nachgewiesen werden.

Bracon spp. sind häufige gregäre Ektoparasiten von Mikrolepidopteren. Die Raupen werden anhaltend paralysiert und nehmen nach der Parasitierung keinerlei Nahrung mehr auf. Auf *E. zinckenella* an Straucherbsen konnten zwei verschiedene Arten nachgewiesen werden, wobei es sich bei der einen um *B. etiellae* (de Saeger) handeln könnte.

Die durch die Schote hindurch erfolgende Parasitierung von *M testulalis* durch *Bracon* sp. wurde im Feld beobachtet. Etwa eine Woche nach der Eiablage war die Wirtsraupe abgetötet und die Parasiten hatten sich in ihren Kokons verpuppt. Da die Artbestimmung von *Bracon* spp. sehr schwierig ist, liegen bisher weder Angaben zur Zahl der auf den Kapverden gefundenen Arten noch Identifizierungen bis zur Art vor.

Homolobus truncatoides van Achterberg ist aus der paläarktischen, orientalischen und äthiopischen Region bekannt (ACHTERBERG 1979). *A segetum* ist der erste bekannte Wirt dieser Art, die auch in einem Exemplar aus einer nicht identifizierten Geometriden-Raupe schlüpfte. Die Parasiten sind wie die Wirtsraupen nachtaktiv und finden sich regelmäßig in der Lichtfalle ein. Es konnte beobachtet werden, wie Weibchen im Labor abends Raupen des ersten Stadiums von *A. segetum* in schnellem Angriff parasitierten. Die solitären Endoparasiten schlüpften aus mittelgroßen Raupen.

Die Weibchen von *Phanerotoma* sp.parasitieren die Eier von *E zinckenella*. Die Entwicklung der Parasitenlarven setzt aller-

dings erst in der Larvalphase des Wirts ein, und die Parasiten verlassen die Altlarve.

3.2.3 Hymenoptera: Trichogrammatidae

Als einziger Vertreter der Familie Trichogrammatidae konnte *Trichogrammatoidea lutea* Girault auf den Kapverden nachgewiesen werden. Eine Neubeschreibung dieser Art findet sich in der Revision des Genus *Trichogrammatoidea* von NAGARAJA (1978). *T lutea* ist als Eiparasit von *C leucotreta*, *Chilo partellus* (Swinhoe), *E biplaga* und *H. armigera* in allen Teilen Schwarzafrikas bekannt (RISBEC 1950; SCHWARTZ 1975; NAGARKATTI & NAGARAJA 1977). Eine Darstellung von Feldbeobachtungen dieser Art auf den Kapverden und Laboruntersuchungen zur Biologie folgt in Abschnitt 4.2.3.

3.2.4 Hymenoptera: Eulophidae

Elasmus sp. (*albipennis*-Gruppe) ist neben *Apanteles* sp. der zweite wichtige lokale Parasit von *L. indicata*. *Elasmus* sp. parasitierte im Feld alle Larvenstadien seines Wirtes mit Ausnahme des ersten, bevorzugt jedoch die Stadien drei und vier. Der Wirt wurde permanent paralysiert und nahm nach der Parasitierung keine Nahrung mehr auf. Der gregäre Ektoparasit legte 1 - 10 Eier ohne ersichtliche Bevorzugung bestimmter Körperteile auf die Wirtsraupe ab. Die länglichen Eier standen meist senkrecht auf dem Integument des Wirts und waren nicht besonders befestigt. Nach dem Schlüpfen der Parasitenlarven und Beginn der Futteraufnahme wurde der Wirt rasch gelblich bis bräunlich und der Körperinhalt verjauchte. Die Parasitenlarven zeigten dieselbe Färbung wie der Wirt und ließen deutlich die Segmentierung erkennen. Meist saugten sie die Wirtsraupe vollständig leer und verpuppten sich danach rings um den Wirt. Die dunkelbraunen, fast schwarzen, nackten Puppen waren mit einem Sekrettropfen am Substrat befestigt und nahmen eine aufrechte Haltung ein, die Ventralseite dem Wirtskadaver zugekehrt.

Vor allem bei höherer Populationsdichte geht *Elasmus* sp. als

fakultativer Hyperparasit auch auf *Apanteles* sp. Nach dem im Feld gefundenen Material zu schließen, fand die Parasitierung dann statt, wenn die Larven von *Apanteles* sp. sich aus dem Wirt ausgebohrt und ihren Kokon noch nicht gesponnen hatten. Offensichtlich trat keine (oder wenigstens keine sofortige) Lähmung ein, da die Wirtslaven meist noch ihren Kokon spannen, wenn auch oft nicht sehr vollständig. Parasitierte Kokons wiesen gelegentlich einen zentralen braunen Fleck auf. Nachdem die Larven von *Elasmus* sp. ihren Wirt vollständig leergesogen hatten, verpuppten sie sich innerhalb des Wirtskokons. Die Imagines schlüpften vormittags und begannen sogleich mit der Paarung. In Abschnitt 4.2.8 ist das Paarungsverhalten von *Elasmus* sp. skizziert; Abschnitt 4.2.7 enthält Anmerkungen zum Geschlechterverhältnis.

Euplectrus sp. ist ein gregärer Ektoparasit von Plusiinen-Raupen, morphologisch wenig verschieden von *E. laphygmae* Ferrière. *Euplectrus* sp. scheint ziemlich spezifisch zu sein, und alle Versuche, den Parasit auf *S littoralis* und anderen Wirten zu züchten, schlugen fehl. Diese Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß die kapverdische Art mit der von NESER (1973) in Südafrika untersuchten *Euplectrus* sp. identisch ist, die ebenfalls ausschließlich Plusiinae parasitierte. Eine ausführliche Darstellung der Biologie von *Euplectrus* sp. schließt sich in Abschnitt 4.2.5 an.

Stenomesius bitinctus Ferrière wurde oft in Bohnenkulturen als monophager Ektoparasit von *A. caerulea* gefunden. Meist trat *S. bitinctus* solitär auf; es wurden jedoch auch Wirtslarven mit zwei oder drei Parasiten beobachtet, die alle zur Entwicklung kamen. *S. bitinctus* parasitierte frühe Larvenstadien seines Wirtes, ohne sie zu lähmen. Die Raupen krochen noch so lange in den Blattminen umher, bis sie wegen fortgeschrittener Auflösung durch den Parasiten nicht mehr dazu in der Lage waren. Die Verpuppung der Parasiten fand in der Mine statt. In Abschnitt 4.2.8 ist das Paarungsverhalten dieser Art dargestellt.

Auf dem Blattminierer der Straucherbse, *C soyella*, trat als

gregärer Ektoparasit der Raupen *Sympiesis ?lindbergi* Hedqvist auf. Über seine Biologie ist nichts bekannt.

3.2.5 Hymenoptera: Chalcididae

Aus Puppen von *P xylostella* wurde in einigen Fällen der Solitärparasit *Hockeria* sp. gezogen. Da die äthiopischen *Hockeria* spp. schlecht untersucht sind, konnte keine Bestimmung bis zur Art vorgenommen werden. Zur Biologie ist nichts bekannt.

3.2.6 Hymenoptera: Scelionidae

Telenomus demodoci Nixon ist ein auf der Insel Santiago häufiger monophager Parasit der Eier von *P demodocus*. Auf Santo Antão scheint er zu fehlen. Die Art wurde von Uganda beschrieben (NIXON 1936). Da wenig Literatur über *T demodoci* existiert, können hier keine weiteren Angaben zur Verbreitung gemacht werden. Ergebnisse von Freilanduntersuchungen der Parasitierungsraten von *T demodoci* und einige Angaben zur Biologie sind in Abschnitt 4.2.4 zu finden.

In den Eigelegen von *S. nonagrioides* tritt nicht selten ein Gregärparasit auf, bei dem es sich wahrscheinlich um *Platytelenomus busseolae* (Gahan) handelt. *Platytelenomus* spp. sind als Eiparasiten von Stengelbohrern auf Gramineen bekannt (FERGUSSON 1983).

3.2.7 Hymenoptera: Bethylidae

Mehrere Arten von *Goniozus* wurden auf verschiedenen Pyraliden und Tortriciden nachgewiesen. Sie sind zwar weit verbreitet auf den Inseln Santiago und Fogo und wurden praktisch das ganze Jahr hindurch gefunden, doch erreichte die Parasitierung nie ein hohes Ausmaß. Eine umfassende Darstellung der Biologie eines dieser gregären Ektoparasiten folgt in Abschnitt 4.2.6.

3.2.8 Hymenoptera: Hyperparasiten

Aus den Kokons von *Apanteles* spp. und *Bracon* sp. wurden folgende Hyperparasiten gezogen *Stictopisthus* sp. (Ichneumonidae), *Elasmus* sp. und *Nesolynx phaesoma* (Waterston) (Eulophidae), sowie die beiden Pteromaliden *Pteromalus* sp. und *Pteromalus semotus* Walker *Stictopisthus* sp. und *Pteromalus* spp. sind solitäre Parasiten, während die beiden Eulophiden gregär sind. über *Elasmus* sp. als Hyperparasit wurden schon in 3.2.4 einige Anmerkungen gemacht. *N phaesoma* ist neben dieser Art der zweite Hyperparasit von *L. indicata* auf *Apanteles* sp. Die Weibchen von *N phaesoma* parasitierten die frischen Puppen von *Apanteles* sp. durch den Kokon hindurch. Im Labor nahm die Parasitierung Stunden in Anspruch, wobei das Weibchen den Kokon oftmals anstach und den Ovipositor auf- und abbewegte um zu proben. Die Entwicklungsdauer lag bei etwa zweieinhalb Wochen. Die Adulten schlüpften am frühen Vormittag, und die Männchen erwarteten die Weibchen oft schon am Schlupfloch zur Begattung. Weitere Einzelheiten zum Paarungsverhalten können dem Abschnitt 4.2.8 entnommen werden, Informationen zum Geschlechterverhältnis dem Abschnitt 4.2.7. Die durchschnittliche Lebensdauer der adulten Männchen betrug 19,9 Tage (Minimum: 14, Maximum: 39 Tage; N = 12), die der Weibchen 25,9 Tage (Minimum: 14, Maximum: 77 Tage; N = 45).

3.3 Sonstige natürliche Feinde der Schadlepidopteren

3.3.1 Prädatoren

Der Einfluß von Prädatoren auf Schadlepidopteren konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht erfaßt werden. Bislang liegen auch kaum Literaturangaben über Vorkommen und Bedeutung von Prädatoren der Schadlepidopteren auf den Kapverden vor. Nach eigenen Beobachtungen spielen Vertebraten eine wichtige Rolle als Prädatoren von Faltern. Unter den Vögeln wurde vor allem der Eisvogel *Halcyon leucocephala acteon* (Lesson) wiederholt beim Erbeuten von größeren Faltern wie Sphingiden oder *S nonagrioi-*

des beobachtet, ebenso die Schleiereule (*Tyto alba detorta* Hartert) Auch eine vom Menschen eingeführte Kröte (*Bufo* sp.) ernährt sich teilweise von Schmetterlingen.

Unter den Invertebraten treten Spinnen vor allem als Prädatoren von Mikrolepidopteren in Erscheinung. Auch die Gottesanbeterin *Polyspilota aeruginosa* Goeze wurde viele Male beim Falterfang beobachtet.

Neben Faltern verzehrt der Eisvogel auch Juvenilstadien von Lepidopteren, wie z.B. Raupen und Puppen von *P demodocus* (A. Viereck, pers. Mitteilung). Als Prädatoren von Raupen fielen wiederholt Wespen der Familien Eumenidae, Sphecidae und Vespidae auf, die an sonnigen Tagen die Vegetation gezielt nach Raupen absuchen, um sie in ihre Nester einzutragen, wo sie als Nahrungsvorrat für die Brut dienen. Untersuchungen der Nester einiger Arten zeigten, daß sie in der Nahrungswahl relativ spezifisch sind. Während in den Lehmnestern einer Eumeniden-Art ausschließlich Noctuiden-Raupen gefunden wurden (*H. armigera*, *T ni* und *M loreyi*), konnten in Bauten kleinerer Arten nur Raupen von Mikrolepidopteren festgestellt werden. Als Prädator von *P xylostella* tritt die Reduviide *Coranus aegyptius* (Fabricius) auf. Auf Santo Antão traten sowohl Larven als auch Imagines von Carabiden als Prädatoren von Raupen von *Agrotis* sp. und *H armigera* an Kartoffeln auf, die in Mischkultur mit Mais gepflanzt waren. Einmal wurden auch Staphyliniden als Prädatoren von Plusiinen-Raupen beobachtet.

Oft wurden im Feld von Ameisen angefressene Puppen verschiedener Lepidopteren-Arten gefunden, wobei sich meist nicht entscheiden ließ, ob die Puppen von den Ameisen erbeutet oder abgestorbene Puppen von ihnen verwertet wurden, doch konnte nachgewiesen werden, daß frische Puppen von *S. nonagrioides* von Ameisen angefressen wurden (A. Viereck, pers. Mitteilung)

3.3.2 Pathogene

Über Insektenpathogene auf den Kapverdischen Inseln ist bisher ebenfalls sehr wenig bekannt. In den letzten Jahren konnten einige Erreger spezifischer Insektenkrankheiten identifiziert werden, die zum Teil einen großen Einfluß auf die Mortalität der betreffenden Lepidopteren-Arten haben.

Im Januar 1984 wurden in einem Tomatenfeld in Boa Entrada Raupen von *C. chalcites* gesammelt, die sich im Labor in einer für an Kernpolyedrose erkrankte Tiere typischen Weise mit den Thorakalbeinen an Blättern aufhängten und dann braun und schlaff wurden. Schließlich zerriß das Integument und gab den verjauchten Körperinhalt frei. Eine Diagnose durch Herrn Dr. A. Huger (BBA Darmstadt) ergab massiven Besatz mit Kernpolyederviren. Es handelt sich um ein Baculovirus, dessen Virionen einzeln in Polyedrin eingebettet sind (Abb. 4).

Ein weiteres Virus wurde im Juni 1984 in *C. leucotreta* gefunden. Die befallenen Raupen stammten aus einem Maisfeld in Serrado. Die Untersuchung durch Herrn Dr. Huger ergab eine starke Infektion mit Granulosevirus. Wie für Granulosevirusinfektionen typisch, enthalten die Kapseln je ein Virusstäbchen (Abb. 5) In diesem Fall scheint es sich um ein in hohem Maße virulentes Pathogen zu handeln, das sehr vielversprechend für eine eventuelle Anwendung in der mikrobiologischen Schädlingsbekämpfung ist. *C leucotreta* ist ein auf dem afrikanischen Kontinent weitverbreiteter Schaderreger, der vor allem in Obstarten einen Bohrfraß verursacht und somit schwer zu bekämpfen ist. Sowohl das GV von *C. leucotreta* als auch das NPV von *T ni* sind im Institut für biologische Schädlingsbekämpfung in Darmstadt aufbewahrt.

Raupen von *H armigera* zeigten sowohl im Labor als auch im Freiland sehr oft NPV-Befall. Da dieser Befall erst nach den ersten Freilandanwendungen von ELCAR registriert wurde, ist es

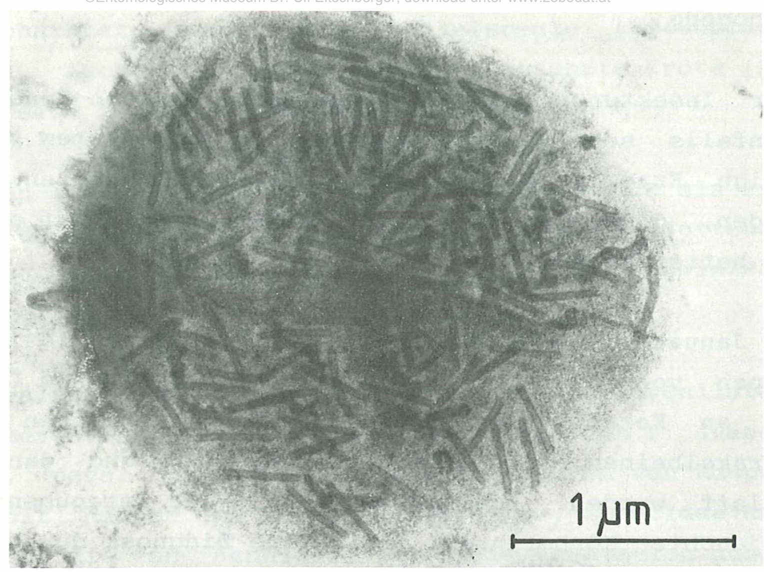


Abb. 4: Elektronenmikroskopische Aufnahme eines in Raupen von *Trichoplusia ni* gefundenen Kernpolyedervirus (Totalpräparat, kurz mit n/10 NaOH behandelt, Negativkontrastierung mit Phosporwolframsäure pH 7, Photo: A.M. Huger).

schwierig nachzuweisen, ob es sich um einen Krankheitserreger handelt, der spontan auftrat, oder ob die inzwischen häufig durchgeführten Behandlungen mit ELCAR die Quellen der Viruserkrankungen sind. Der Fund von viruskranken Raupen von *H. armigera* auf verschiedenen wilden Wirtspflanzen im November 1984 in Aguada, weit entfernt von jeder Kulturfläche, läßt allerdings den Schluß zu, daß ein autochthones Virus vorhanden ist.

Ähnlich verhält es sich mit Bakteriosen, die durch *B. thuringiensis* ausgelöst werden. Vor allem Raupen von Plusiinae (*C. chalcites* und *T. ni*) zeigten oft Erkrankungen dieser Natur mit ihren typischen Symptomen. Aber auch andere Arten, wie z.B. *P. demodocus* sind anfällig für *B. thuringiensis*. Es ist naheliegend, daß die allgemein üblichen Behandlungen mit DIPEL und THURICIDE zur Verbreitung dieses Bakteriums beitragen.

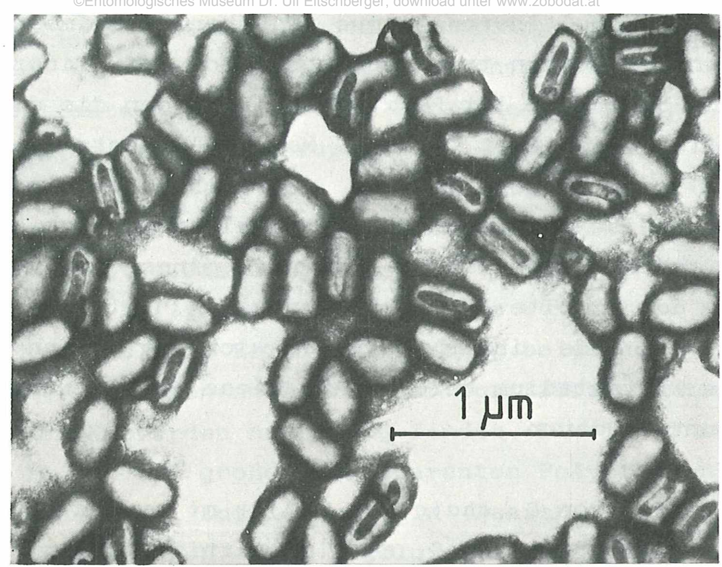


Abb. 5: Elektronenmikroskopische Aufnahme eines in Raupen von *Cryptophlebia leucotreta* gefundenen Granulosevirus (Totalpräparat, Negativkontrastierung mit Phosphorwolframsäure pH 7, Photo; A.M. Huger).

Auf Raupen von *S. exempta* wurde der insektenpathogene Pilz *Nomuraea rileyi* Samson von Herrn Dr. G. Zimmermann (BBA Darmstadt) identifiziert. Der gleiche Krankheitserreger wurde auf einzelnen *H. armigera* gefunden. Es ist allerdings zweifelhaft, ob dieses feuchtigkeitsliebende Pathogen unter den ariden Bedingungen der Kapverden zu einem entscheidenden Bekämpfungsfaktor für Schadraupen werden kann.

3.4 Einfluß von Maßnahmen der integrierten Schädlingsbekämpfung auf die Wirkung der lokalen Parasiten

Der integrierte Pflanzenschutz mit starker Betonung der biologischen Schädlingsbekämpfung schafft für lokale Parasiten wesentlich günstigere Ausgangsbedingungen als ein rein chemischer Pflanzenschutz. Zwar können importierte Parasiten als Konkurrenten von einheimischen wirksam werden, doch setzt sich in diesem Fall der besser an den Wirt angepaßte Parasit durch, sei er einheimisch oder eingeführt.

Fälle von Multiparasitismus zwischen einheimischen und eingeführten Parasiten traten gelegentlich auf. Einer der Wirte der Tachine *D zonata* ist *P xylostella*, gegen die die Braconide *C vestalis* eingeführt wurde. Manchmal legte *D zonata* Eier an Raupen, die schon von *C vestalis* parasitiert waren, wobei normalerweise letztere ihre Entwicklung beenden konnte, während die Tachinenmaden stets zugrunde gingen. *C vestalis* parasitiert das zweite Larvenstadium von *P xylostella* und ist fast schon am Ende ihrer Larvalentwicklung, wenn *D. zonata* das vierte Wirtsstadium belegt. Auf diese Weise trägt die Braconide den Vorteil davon.

Die Raupen von *C chalcites* und *T ni* werden manchmal zugleich von der importierten *C marginiventris* und der lokalen *Euplectrus* sp. parasitiert. In einem Fall konnten beide Arten zur vollständigen Entwicklung kommen, sonst starben die Larven von *Euplectrus* sp. ab, nachdem sich die Larve von *C marginiventris* aus dem Wirt ausgebohrt hatte. Da die Raupen der Plusiinen stets absterben, wenn *C marginiventris* den Wirt verläßt, hängt das überleben der Larven von *Euplectrus* sp. davon ab, ob die Larvalentwicklung zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen ist. Wenn beide Parasitenarten ihre Puppen zur gleichen Zeit bilden, können beide überleben; wenn aber die Eulophide ihre Eier erst einige Zeit nach der Braconide ablegt, ist die Brut der ersteren von vornherein zum Tode verurteilt.

Von seiten der selektiven und biologischen Insektizide ist keine große Schädigung der einheimischen Parasitenfauna zu erwarten. Es gibt in der Literatur keine Hinweise auf ernsthafte Beeinträchtigungen von Insektenparasiten durch Pathogene von Schadinsekten. Lediglich indirekte Einwirkungen wie das frühzeitige Absterben infizierter Wirtslarven sind stichhaltig nachgewiesen.

Im Verlauf der Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurde im Labor die Wirkung zweier biologischer Insektizide und eines Pflanzenextraktes auf lokale Parasiten getestet. Im ersten Versuch wurde das NPV-Präparat ELCAR adulten *G halli per os* verabreicht. *G halli* bot sich für diesen Test an, da sie im Feld ausschließlich in Raupen von *H. armigera* gefunden wurde, gegen die besagtes Präparat eingesetzt wird. Im Labor gezüchtete adulte *G halli* wurden vom Tag des Schlüpfens an mit Honig ernährt, dem 0,02 g ELCAR / 1 g Honig beigefügt war, was etwa der hundertfachen Konzentration der Spritzbrühe entspricht, wie sie auf den Kapverden Anwendung findet. Die Tachinen wurden in 14,5 x 11 x 7 cm großen transparenten Polyäthylenkäfigen mit gazeverschlossenen Luftlöchern in Paaren gehalten, wobei ein feuchter Wattebausch zur Regelung der relativen Luftfeuchte diente. Das kontaminierte Futter wurde auf weißen Kartonstreifen *ad libitum* angeboten und täglich erneuert. Die Behandlung umfaßte 20 Tachinen, die unbehandelte Kontrolle, die mit reinem Honig ernährt wurde, bestand ebenfalls aus 20 Tieren. Die Mortalität der Versuchstiere wurde täglich erfaßt. In Abb. 6 ist der Mortalitätsverlauf von behandelten und Kontrolltieren aufgetragen. Der Kurvenverlauf zeigt, daß die Behandlung keinen erkennbaren Einfluß auf die Lebensdauer der adulten Tachinen hatte. Die Lt_{50} lag in der Behandlung mit 10 Tagen leicht unter der der Kontrolle (13 Tage), jedoch war im F-Test kein Unterschied im Absterbeverhalten zu sichern. Dieses Ergebnis läßt den Schluß zu, daß Behandlungen im Feld mit ELCAR gegen *H. armigera* das überleben des natürlichen Gegenspielers *G, halli* nicht beeinflussen können.

Ein analoger Versuch wurde mit laborgezüchteten *D. zonata* gemacht, denen Honig verabreicht wurde, der mit 0,15 g THURICIDE / 1 g Honig kontaminiert war. Diese Konzentration entspricht etwa der hundertfachen Konzentration der Spritzbrühe, wie sie gegen *P xylostella* und *T ni*, beides Wirte von *D. zonata*, angewandt wird. Die Versuchsbedingungen waren im übrigen identisch mit denen im vorher beschriebenen Versuch. In

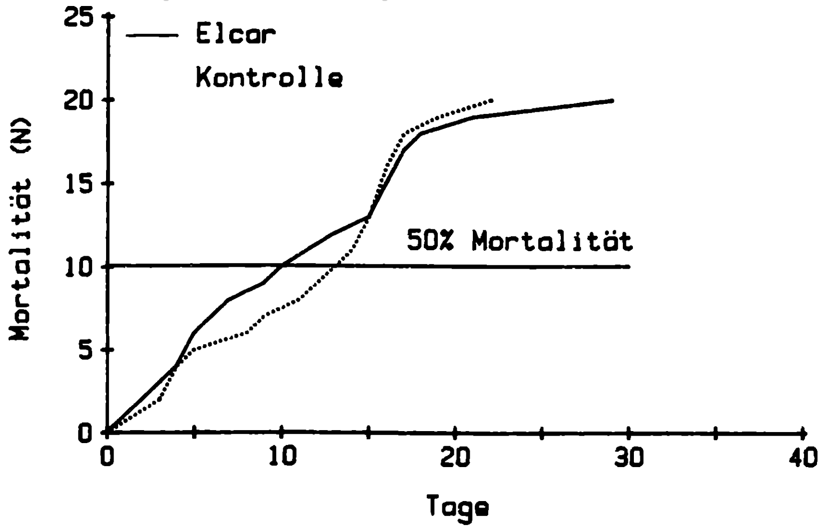


Abb. 6: Akkumulierte Mortalität von *Goniophthalmus halli* bei fortgesetzter Applikation von Honig, der mit ELCAR in einer Konzentration von 0,02 g / 1 g Honig kontaminiert war, im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle.

Behandlung und Kontrolle wurden je 21 Tiere eingesetzt. Der Mortalitätsverlauf der behandelten und der Kontrolltiere geht aus Abb. 7 hervor. Wenn auch in diesem Fall die Lt_{50} der Behandlung bei 11,5 Tagen und die der unbehandelten Kontrolle bei 17 Tagen lag, ließ sich statistisch doch keine Differenz im Absterbeverhalten sichern. Dieses Ergebnis deckt sich mit Literaturangaben, denenzufolge Präparate auf der Basis von *B. thuringiensis* nützlingsschonende Eigenschaften besitzen (MALYǏ et al. 1978; GRECHKANEV 1980; MÜCK et al. 1981).

Unter den natürlichen Insektiziden nimmt der Auszug aus Samen von *Azadirachta indica* A. Juss (= Neem) eine herausragende Stellung ein. Deshalb wurde ein Versuch zur Wirkung eines Neemextraktes auf das Parasitierungsverhalten und die Larvalent-

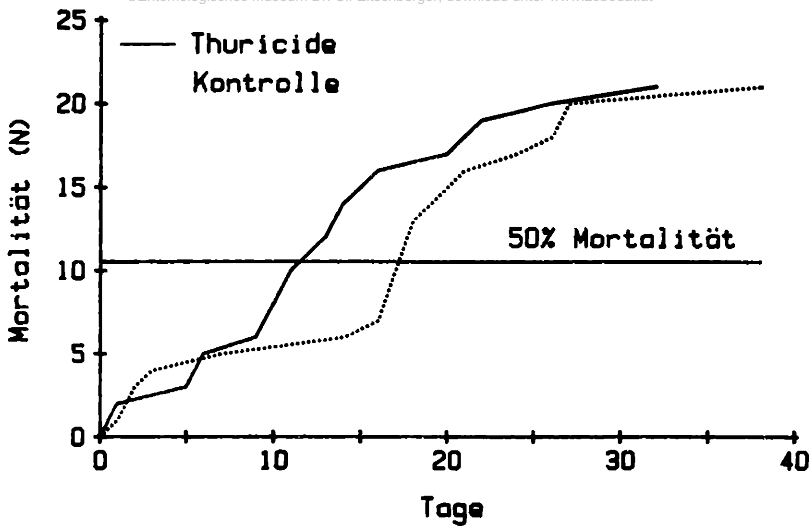


Abb. 7: Akkumulierte Mortalität von *Drino zonata* bei fortgesetzter Applikation von Honig, der mit THURICIDE in einer Konzentration von 0,15 g / 1 g Honig kontaminiert war, im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle.

wicklung von *Euplectrus* sp. gemacht. Dazu wurden frische Kohlblätter in eine 0,5 prozentige, in São Jorge im Labor gewonnene Neemsamenextrakt-Lösung getaucht. Nachdem der Belag angetrocknet war, wurden runde Scheibchen von 2,6 cm Durchmesser ausgestochen, in transparente Polyäthylenkäfige (Größe: 9 x 7 x 2 cm) gelegt, je zwei Raupen des zweiten bis dritten Stadiums von *T ni* daraufgesetzt und je einem Weibchen von *Euplectrus* sp. von 9.00 bis 17.00 Uhr zur Parasitierung angeboten. In der unbehandelten Kontrolle wurden die Kohlblätter in eine vierzigprozentige Alkohollösung getaucht, was dem Alkoholgehalt der Neemlösung entsprach, und im übrigen wie in der Behandlung verfahren.

Nach der Parasitierung wurden die Raupen mit unbehandelten Kohlblättern bis zur Verpuppung, Fraßstopp oder Tod weitergefüttert. Sowohl in der Behandlung als auch in der Kontrolle wurden je 84 Raupen zur Parasitierung angeboten. Die Zahl der Weibchen von *Euplectrus* sp. betrug in der Behandlung 11 und in

der Kontrolle 13. Die unterschiedlichen Zahlen kamen dadurch zustande, daß während des Versuchs abgestorbene Weibchen durch neue ersetzt wurden. Es wurden die Eiablage, das Überleben der Wirtslarven sowie des Parasitennachwuchses und die Mortalität der Parasitenweibchen registriert. Der Einfluß des Neempräparates auf die Wirtsraupen konnte nicht dokumentiert werden, da mit einer Ausnahme alle nicht parasitierten Raupen in der Kontrolle vor der Verpuppung infolge einer Infektion mit *B thuringiensis* starben.

Die Lebensdauer der Parasitenweibchen war mit durchschnittlich 20,6 14,6 Tagen in der Behandlung und 22,8 12,8 Tagen in der Kontrolle nicht signifikant verschieden. Die Ergebnisse der Parasitierung sind in Tab. 6 zusammengefaßt.

Tab. 6: **Wirkung einer 0,5 prozentigen Neemlösung auf die Parasitierung von *Trichoplusia ni* durch *Euplectrus* sp.**

		Angebotene Wirtsraupen	Parasitierte Wirtsraupen	Abgelegte Eier	Mortalität der parasit. Raupen	Geschlüpfte Parasiten	Parasiten-puppen	Adulte Parasiten
unbehandelte	N	84	25	117	14	73	40	17
Kontrolle	%		30		56	62	55	43
Behandlung	N	84	21	110	16	95	18	8
	%		25		76	86	19	44

Aus der Tabelle geht hervor, daß sowohl die Anzahl parasitierter Wirtsraupen als auch die Anzahl abgelegter Eier in Behandlung und Kontrolle kaum differierten. Darüberhinaus lassen sich auch in der Entwicklung des Parasitennachwuchses keinerlei Unterschiede sichern.

Von allen abgelegten Eiern entwickelten sich infolge hoher Mortalität der Wirtsraupen in der Behandlung nur 7 % zu Adulten (in der Kontrolle 15 %). Von den nicht parasitierten Wirtslarven verpuppte sich nur eine einzige. Dies ist auf zwei

Ursachen zurückzuführen:

1. Zum Zeitpunkt des Versuches war die Laborzucht von *T ni* in hohem Maße mit *B thuringiensis* verseucht, was den vorzeitigen Tod vieler Wirtsraupen auslöste.

2. Wie zu einem späteren Zeitpunkt nachgewiesen werden konnte, wirkte sich eine Behandlung von Kohlblättern mit vergälltem Alkohol negativ auf die Larvalhäutungen gesunder Raupen aus, wenn auch in schwächerem Ausmaß als ein Neemextrakt, so daß letztlich die Bildung der Puppe unterblieb und die Raupen zugrunde gingen.

Trotz der Nebenwirkungen von *B. thuringiensis* und vergälltem Alkohol im Versuch läßt sich festhalten, daß die oben beschriebene Exposition von weiblichen *Euplectrus* sp. sich weder auf die Lebensdauer noch auf die Parasitierung auswirkte. Damit kann sowohl eine akute Toxizität als auch ein Repellent-Effekt in diesem Fall ausgeschlossen werden. Die übrigen Resultate lassen keine so eindeutige Interpretation zu, da die Nebenwirkungen die Wirkung des Neemextraktes stark überlagerten. Es läßt sich jedoch zusammenfassend zu diesem Versuch sagen, daß die Adulten nicht und die Entwicklungsstadien im wesentlichen nur indirekt durch die Mortalität der Wirtsraupen geschädigt wurden. Diese Ergebnisse deuten auf nützlingsschonende Eigenschaften des verwendeten Neempräparates hin. Dies steht im Einklang mit den Resultaten von JOSHI et al. (1982) über die Wirkung von Neem auf den Eiparasiten *Telenomus remus* Nixon.

Die Ergebnisse der drei beschriebenen Laborversuche zur Wirkung von Bioinsektiziden und eines Pflanzenextraktes auf einheimische Parasiten zeigen, daß diese Produkte wegen ihrer nützlingsschonenden Eigenschaften gute Instrumente des integrierten Pflanzenschutzes sind, die mit dem gezielten Einsatz von Parasiten in der biologischen Schädlingsbekämpfung kombiniert werden können.

4 Beiträge zur Biologie und zum Verhalten einiger einheimischer Parasiten

4.1 Material und Methoden

Die experimentellen Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden in der Zeit von Mai 1982 bis Januar 1985 am Centro de Estudos Agrários in São Jorge dos Orgãos durchgeführt. Die Insektenzuchten, Untersuchungen und Beobachtungen wurden fast ausschließlich bei Zimmertemperatur in einem nicht klimatisierten Raum durchgeführt, da im gleichmäßigen Klima der Kapverden weder große jahres- noch tageszeitliche Schwankungen auftreten (ca. 4°C Differenz zwischen Tag- und Nachttemperarur in geschlossenen Räumen).

4.1.1 Zuchtmaterial

Für die Zuchten von Parasiten und ihren Wirten fanden folgende Käfige und sonstige Behältnisse Verwendung:

1 Holzkäfig, weiß lackiert, mit schräg angebrachter Glasplatte auf der Oberseite, seitlicher Tür und zwei runden Löchern mit Stoffmanschetten auf der Vorderseite. Maße: 50 x 30 x 23 - 40 cm (für adulte *G. halli*, *H armigera*, *T ni*, *P xylostella* sowie alle Stadien von *H recurvalis*).

2 Holzkäfig, unlackiert, mit verglaster Tür. Eine Seitenwand und Oberseite mit Drahtgaze bespannt. Maße: 58 x 32 x 30 cm (für adulte *S. nonagrioides*).

3 Polyäthylenkäfig, transparent, mit gazebespannten Luftlöchern und Öffnung mit Gazemanschette auf der Vorderseite. Maße: 26 x 19,5 x 18,5 cm (für Versuche zur Eiablage von *G halli*).

4 Polyäthylenkäfig, transparent, mit gazebespannten Luftlöchern. Maße: 15 x 11,5 x 7,5 cm (für adulte *D zonata*,

Versuche zur Eiablage von *G halli* und zur Wirkung von ELCAR auf dieselbe Art und von THURICIDE auf *D zonata*. Außerdem für die Haltung von Raupen von *T ni*, *T digressa* und anderen Wirten)

5 Polyäthylendose, transparent, mit gazebespannten Luftlöchern. Maße: 8,5 x 6 x 2,5 cm (für adulte *Euplectrus* sp. und *Apanteles* sp.).

6 Polyäthylendose, transparent, sehr gut schließend, ohne Luftlöcher. Maße: 10,5 x 7 x 2,5 cm (für adulte *Goniozus* sp.).

7 Polyäthylenröhrchen, transparent. Länge: 6 cm, Durchmesser: 2,5 cm. Mit Watte verschlossen (für parasitierte Wirtsraupen von *G. halli* und *D. zonata*).

8 Polyäthylenröhrchen, transparent. Länge: 5,5 cm bzw. 9 cm, Durchmesser: 1,5 cm. Mit Watte oder PARAFILM "M" verschlossen (für parasitierte Wirtsraupen von *Euplectrus* sp. und *Goniozus* sp., adulte Eiparasiten, Beobachtungen zum Parasitierungsverhalten).

9 Glasröhrchen mit Watteverschluß. Länge: 5 cm, Durchmesser: 1,2 cm (für adulte *T lutea*).

10 Glasröhrchen mit PARAFILM "M" verschlossen. Länge: 3 cm, Durchmesser: 0,5 cm (für parasitierte Lepidopteren-Eier).

11 Gelatinekapseln, 0,36 cm^3 und 0,5 cm^3 (für parasitierte Lepidopteren-Eier)

Im folgenden werden die oben aufgeführten Behältnisse jeweils mit ihren Nummern bezeichnet.

Adulte Parasiten und Falter wurden ausschließlich mit Honig oder wässriger Honiglösung versorgt, dazu wurde in einem Wattebausch Wasser angeboten. Wirtsraupen wurden meist mit ihrem

natürlichen Futter ernährt, in Ausnahmefällen mit künstlichem Medium nach VANDERZANT, RICHARDSON & FORT (1962)

4.1.2 Zuchtmethoden für Wirte

Für die Parasiten *T lutea* und *D zonata* wurde eine Zucht von *P xylostella* benötigt. Die Imagines wurden in Holzkäfigen (Nr. 1) gehalten, und die Weibchen legten ihre Eier auf frische Kohlblätter, die in Erlenmeyerkolben mit Wasser standen. Nach der Eiablage wurden die Blätter in Polyäthylenkäfige (Nr. 3 und 4) verbracht, wo die Eiräupchen schlüpften und täglich mit frischen Kohlblättern nachgefüttert wurden.

H recurvalis diente als einer der Wirte von *Goniozus* sp. Die Weibchen legten ihre Eier in Holzkäfigen (Nr. 1) auf *Amaranthus* sp., der als Futter für die Aufzucht der Raupen gleich dort verblieb. Bei Bedarf wurde nachgefüttert.

Die Zucht von *P demodocus* als Wirt von *T demodoci* gestaltete sich etwas aufwendiger als die übrigen Zuchten. Da zunächst kein Zuchterfolg eintrat, wurden die im folgenden aufgeführten Beobachtungen an *T demodoci* mit Hilfe von im Feld gesammelten Wirtseiern und meist mit Parasiten aus dem Feld durchgeführt. Nach Abschluß der Untersuchungen gelang es jedoch, eine Zuchtmethode für *P demodocus* zu entwickeln, die kurz erwähnt werden soll. Da die Falter viel Raum und Licht benötigen, wurde ein Freilandkäfig eingesetzt (aus Holzlatten, mit Gaze bespannt. Maße: 2 x 2 x 2 m), in den vier Zitronenbäumchen gepflanzt wurden. Eine Zuckerlösung wurde in Petrischalen mit Watte als Nahrung gereicht. Die Falter paarten sich bereitwillig in diesem Käfig, und die Weibchen legten bald darauf Eier auf die Blätter der Zitronenbäumchen. Die Eier wurden mit einem Pinsel abgenommen und ins Labor gebracht, wo die Raupen in Gruppen in Polyäthylenkäfigen (Nr. 3) auf *Citrus*-Blättern gezogen wurden.

Die Weibchen von *S. nonagrioides* legten ihre Eier, die für die Zucht von *T lutea* verwendet wurden, in Holzkäfigen (Nr. 2) auf Stengel von Zuckerrohr, die in Erlenmeyerkolben mit Wasser

standen. Die Eiablage erfolgte in den für die Art typischen flachen Eipaketen unter die Blattscheiden. Die Raupen wurden in Gruppenzucht auf Zuckerrohr oder Medium nach VANDERZANT, RICHARDSON & FORT (1962) in Polyäthylenkäfigen (Nr. 3 und 4) gezogen.

Für die Parasiten *D zonata* und *Euplectrus* sp. wurde eine Laborzucht von *T ni* angelegt. Die Eiablage fand in Holzkäfigen (Nr. 1) auf frischen Kohlblättern statt, die dann in Polyäthylenkäfige (Nr. 4) gelegt wurden, wo die Eiräupchen schlüpften. Die Weiterzucht erfolgte in Gruppen von etwa 50 Raupen pro Käfig, wobei das Futter bei Bedarf (meist täglich) erneuert wurde. Diese Zucht erwies sich als ziemlich problematisch, da im allgemeinen etwa die Hälfte der Raupen an Bakteriose (*B. thuringiesis*) einging und am Ende die ganze Zucht der Krankheit zum Opfer fiel.

Versuche einer Laborzucht von *H. armigera* scheiterten sowohl auf Medium nach VANDERZANT, RICHARDSON & FORT (1962) als auch auf natürlichem Futter wie Kohl, Tomate und Straucherbse an ständig ausbrechender Kernpolyedrose. Deshalb wurde für die Zucht und Untersuchung von *G. halli* stets auf feldgesammelte Wirtsraupen zurückgegriffen, die im Labor mit grünen Schoten von Kongobohnen gefüttert wurden, da dieses Futter sich am besten bewährte.

Weitere Wirte der untersuchten Parasiten, wie z.B. *O. wahlbergiana*, *S. rhotia*, *L. indicata*, *T digressa*, u.a., traten in großer Zahl im Feld auf, oft in Institutsnähe, so daß auf Zuchten verzichtet und geeignetes Material bei Bedarf im Feld gesammelt wurde.

4.1.3 Zuchtmethoden für Parasiten

Die Zucht von *G halli* wurde mit ca. 30 befruchteten Weibchen begonnen, die Anfang bis Mitte Februar 1983 mit dem Netz in einem Kohlfeld in Santa Cruz gefangen worden waren. Die Eiablage fand auf Zweigen von Straucherbsen statt, die in Erlenmeyerkolben mit Wasser standen. Die Eier wurden am Tag nach der Ablage an Raupen von *H armigera* des vierten bis sechsten Stadiums verfüttert, zunächst in wechselnder Anzahl, um das Optimum zu ermitteln, danach je drei Eier pro Raupe. Die Raupen nahmen die Eier unter Beobachtung auf einem kleinen Stück einer Blüte der Straucherbse auf und wurden dann mit grünen Schoten weitergefüttert bis zum Fraßstopp. Wegen des Kannibalismus der Raupen wurden diese einzeln in Plastikröhrchen (Nr. 7) gehalten, in denen schließlich auch die Tachinen schlüpften. Gleich nach dem Schlüpfen wurden die Weibchen mit einen Tag alten Männchen zur Kopulation zusammengebracht und nach Ablauf der Präovipositionsperiode begannen sie mit der Eiablage.

Die Zucht von *D. zonata* begann mit vier Weibchen und vier Männchen, die am 23. und 24. 5. 1983 aus Raupen von *T ni* schlüpften, die in einem Broccoli-Feld in Achada Fazenda gesammelt worden waren. Nach der Kopulation und dem Ende der Präovipositionsperiode wurden Raupen von *T ni* des vierten und fünften Stadiums in flachen Plastikschälchen auf Kohlblättern zur Parasitierung angeboten. Die Raupen wurden täglich ausgewechselt und einzeln in Plastikröhrchen (Nr. 7) gehalten, wo sie bis zum Fraßstopp mit Kohl gefüttert wurden. Schlüpften aus einer Raupe mehrere Parasiten, wurden die Puparien ebenfalls separiert. Ab November 1983 wurden für die Parasitenzucht feldgesammelte Altlarven von *T digressa* eingesetzt, da die Zucht von *T ni* infolge Bakteriose zusammengebrochen war. Die Geometridenraupen wurden im Labor mit Blättern von Rizinus ernährt und erwiesen sich als sehr resistent gegen Krankheiten.

Die Laborzucht von *T lutea* nahm ihren Ausgang mit zehn Weibchen und zwei Männchen, die am 16. 1. 1984 aus einem Ei von *P demodocus* geschlüpft waren. Dieses Ei war in Boa Entrada auf einem Zitronenbaum gefunden worden. Die Haltung der Weibchen von *T lutea*, die in der Regel sofort nach dem Schlüpfen von einem männlichen Tier der gleichen Brut begattet wurden, erfolgte meist einzeln in Plastik- bzw. Glasröhrchen (Nr. 8 und 9) Wirtseier für die Parasitierung wurden zusammen mit dem Futter auf schmalen weißen Kartonstreifen präsentiert, auf denen die Eier mit Honig aufgeklebt waren. Die Kartonstreifen wurden dann sechs bis sieben Tage lang in Plastikröhrchen (Nr. 8) aufbewahrt, bis sich die parasitierten Eier schwärzten. Diese wurden separiert und in kleinen Glasröhrchen (Nr. 10) oder Gelatinekapseln (Nr. 11) aufbewahrt, bis die adulten Parasiten schlüpften.

Von *T demodoci* wurde nur eine Laborgeneration gezüchtet, wobei den Weibchen im Feld gesammelte, frische Eier von *P demodocus* in Plastikröhrchen (Nr. 8) zum Parasitieren angeboten wurden. Parasitierte Eier wurden bis zum Schlüpfen in Röhrchen des gleichen Typs aufbewahrt. Die Mehrzahl der Beobachtungen von *T demodoci* wurde an feldgesammeltem Material vorgenommen.

Den Grundstock der Zucht von *Euplectrus* sp. bildeten acht Tiere, die sich auf zwei Raupen von *T ni* entwickelt hatten, welche im Mai 1983 in Santa Cruz auf Kohl gesammelt worden waren. Die adulten *Euplectrus* sp. wurden einzeln oder paarweise in Polyäthylendosen (Nr. 5) gehalten. Zur Parasitierung wurden Raupen von *T ni* des zweiten bis vierten Stadiums in einer Plastikpetrischale (Durchmesser: 5,5 cm) auf einem Stück eines Kohlblattes einen Tag lang angeboten, meist zwei bis drei Raupen pro Weibchen. Parasitierte Raupen wurden einzeln in Plastikröhrchen (Nr. 8) gesteckt und mit Kohl weitergefüttert, bis sich die Parasiten verpuppten. Für Versuche mit unbefruchteten Weibchen wurden die Puppen separiert, sonst blieben die Puppen einer Brut zusammen.

Die Laborzucht von *Goniozus* sp. wurde mit einigen Exemplaren

begonnen, die im Januar 1984 in Serrado und São Jorge als Kokons bzw. Imagines auf Guajaven gesammelt worden waren. Da die adulten Parasiten sich gerne in enge Spalten verkriechen und sich so leicht aus Käfigritzen, Wattebäuschen, etc., herausarbeiten, wurden sie in dicht schließenden Polyäthylendosen (Nr. 6) gehalten. Die Haltung erfolgte meist einzeln oder in Paaren. Zur Parasitierung wurden je zwei bis fünf Raupen von Mikrolepidopteren in die Käfige gegeben. Das Futter der Raupen sorgte gleichzeitig für die Regelung der relativen Luftfeuchte. Außer in einigen Versuchen wurden die parasitierten Raupen täglich entnommen. Parasitierte Raupen wurden in Plastikröhrchen (Nr. 8) aufbewahrt, und zwar ohne Futter, da sie nach der Lähmung und Parasitierung keinerlei Nahrung mehr aufnahmen. Die Röhrchen wurden zunächst mit Watte verschlossen, um Schimmelbildung zu vermeiden. Nach der Verpuppung der Bethyliden wurde der Wattestopfen durch PARAFILM "M" ersetzt, um ein Entweichen der frischgeschlüpften Imagines zu verhindern. Außer im Falle von *H. recurvalis* wurde *Goniozus* sp. auf feldgesammelten Raupen gezüchtet.

4.1.4 Versuche

Mit Ausnahme der Versuche zum Eiablageverhalten von *G halli* wurden alle Versuche und Beobachtungen zu Biologie und Verhalten in den unter 4.1.1 beschriebenen Behältern mit Hilfe eines Stereomikroskopes und gegebenenfalls eines Meßokulars ohne weiteren apparativen oder experimentellen Aufwand durchgeführt.

Um die bei der Eiablage von *G. halli* wirksamen Reize zu untersuchen, wurden zwei Versuche angestellt. Da auffiel, daß die Weibchen gelbe Blüten von Straucherbsen roten vorzogen, wurden in einem Vorversuch Farbreize angeboten. Ein Holzkäfig (Nr. 1) wurde mit den einzelnen Seiten eines MICHEL-Farbenführers (ANONYMUS 1980) austapeziert, der 158 je 4 cm^2 große Farbfelder enthält. Acht Weibchen hatten mehrere Tage lang Gelegenheit, in dem Käfig Eier abzulegen. Da sich die Ergebnisse dieses Versuchs schwer quantifizieren lassen, wurden in einem Polyäthy-

lenkäfig (Nr. 3) fünf konische Plastikobjekte (Duschköpfe) der Farben olivgelb, grau, gelblichgrün, weiß und rot angeboten (Höhe: 5 cm, Durchmesser: 2 - 4,5 cm).Diese Objekte wurden in einer Reihe senkrecht zum einfallenden Licht aufgestellt und jeden Tag um eine Position verschoben. In der ersten Wiederholung legte ein Weibchen 16 Tage lang Eier ab, in der zweiten zwei Weibchen 5 Tage lang.

Feldbeobachtungen der Eiablage ließen vermuten, daß neben Farb- auch noch andere Reize wirksam sein müssen. Deshalb wurde ein weiterer Versuch angelegt, in dem acht Weibchen in Plastikkäfigen (Nr. 4) wahlweise Eier auf verschieden behandelte oder unbehandelte Kohlblätter legen konnten. Die Blätter waren in folgender Weise präpariert:

A mit Fraßspuren und Kot von *H. armigera*
B ohne Fraß, aber mit Geruchsspuren von *H. armigera* (Kot und erbrochener Darminhalt)
C künstlich gelochte Blätter
D wie C, aber mit Geruchsspuren von *H. armigera* (siehe B)

Es wurde jeweils einem Weibchen 15 Minuten lang ein 6 x 4,5 cm großes, rechteckiges behandeltes Blattstück zusammen mit einem gleich großen unbehandelten Stück in einem Plastikschälchen angeboten. Pro Variante wurden mindestens 22 Wiederholungen mit verschiedenen Weibchen durchgeführt, von denen je eine Stichprobe von 20 Wiederholungen dem F-Test unterzogen wurde.

Neben dem F-Test wurde für Untersuchungen von Verteilungen der χ^2-Test verwendet. Den Berechnungen der Verteilungen und den Tests lag das Buch von BARTEL (1976) zugrunde.

4.2 Ergebnisse und Diskussion

4.2.1 *Goniophthalmus halli* Mesnil 1956 (Dipt.: Tachinidae)

G halli (Farbtafel Ia) wurde wiederholt im Feld beobachtet, wobei die Tachine Eier auf Kohl, Tomaten, Mais und Straucherbsen legte, manchmal in großen Mengen. Dennoch war der Parasitierungsgrad von an den gleichen Orten gesammelten Raupen von *H. armigera* gering (unter 10 %).

G halli ist eine weitgehend monophage Art, was bei den Tachinen nicht allzu häufig ist. Im Freiland wurde *G, halli* ausschließlich in Raupen von *H. armigera* gefunden. Ob sie sich auch in Raupen von *H. peltigera*, die einige Wirtspflanzen mit *H. armigera* gemeinsam hat, entwickeln kann, konnte nicht überprüft werden, weil nie gleichzeitig *G. halli* und Raupen von *H peltigera* zur Verfügung standen.

Im Labor wurden einige Versuche unternommen, Eier von *G. halli* an die Raupen verschiedener Lepidopteren-Arten zu verfüttern, was bei *S. littoralis* (N = 105), *P demodocus* (N = 36) und *L. boeticus* (N = 24) erfolglos blieb. Lediglich in *T ni* (N = 43) bildeten sich zwei Puparien, von denen sich eines zu einem intakten Weibchen entwickelte. Von der Aufnahme des Eis durch die Wirtsraupe bis zur Bildung des Pupariums vergingen 9 Tage, bis zum Schlüpfen der adulten Tachine weitere 13. Ähnliche Fälle von Wirtsspezifität bei Tachinen mit mikrotypen Eiern liegen bei *Cyzenis albicans* Fallén und *Sturmia scutellata* Robineau-Desvoidy vor (VARLEY & GRADWELL 1958; HERTING 1960)

Die Eier (Abb. 8) sind von ovaler Form, auf der Basalseite abgeplattet und etwa 0,2 mm lang und 0,1 mm breit. Das Chorion hat eine graue bis schwärzliche Färbung und eine netzartige Struktur auf der Oberseite, während die membranöse und transparente Unterseite nach Ablösung vom Substrat die fertig ausgebildete Larve mit dem deutlich sichtbaren Mundhaken durchscheinen läßt.

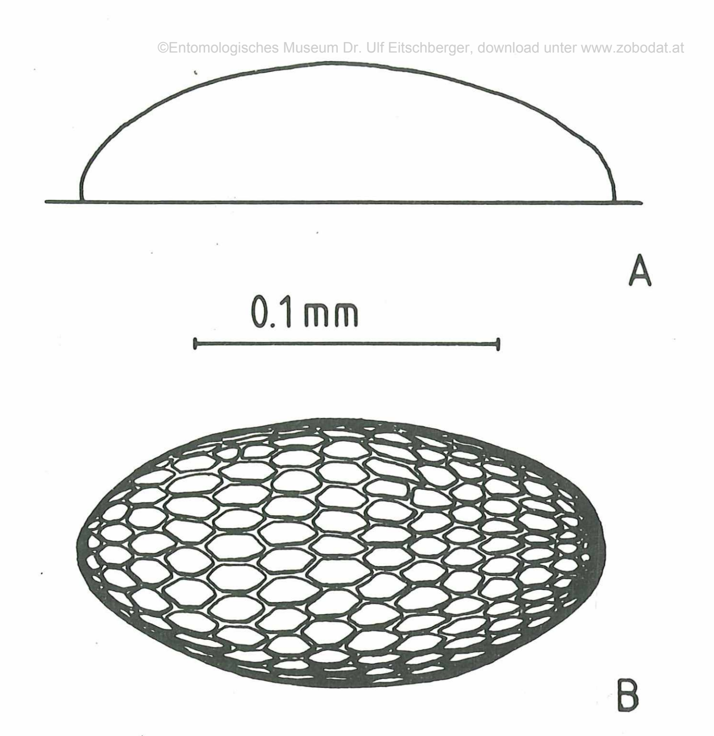


Abb. 8: Ei von *Goniophthalmus halli*. A von der Seite gesehen, B von oben.

Das Tachinenei wird von der Wirtsraupe zusammen mit dem Futter aufgenommen, wobei sowohl mechanische Verletzung des Chorions als auch die Einwirkung des Darmsaftes das Schlüpfen der Parasitenlarven auslösen sollen (HERTING 1960; BARONIO & CAMPADELLI 1978). Nach KAHRER (1984) sind bei *Elodia morio* (Fallén) Sauerstoffmangel und Protease-Aktivität die Faktoren, die das Schlüpfen auslösen. Im Anschluß daran bohrt sich die Made in den vorderen Bereich des Darmes ein und beginnt ihr Dasein als Endoparasit. Wie Sektionen zeigten, werden zunächst lebenswichtige Organe des Wirtes verschont, und die Parasitenlarve ernährt sich vorwiegend von der Hämolymphe. Im letzten, dem dritten Stadium nimmt die Made ein aggressiveres Verhalten an und verzehrt auch die Organe des Wirts, der sich dann schon verpuppt hat. Zum Schluß werden die Gewebe zersetzt, und der

Parasit ernährt sich von der dabei entstehenden Flüssigkeit.

Der Erfolg der Parasitierung hing mit der Anzahl der vom Wirt aufgenommenen Eier zusammen. In Abb. 9 ist der Anteil erfolgreicher Parasitierungen in Bezug auf die Anzahl aufgenommener Parasiteneier dargestellt.

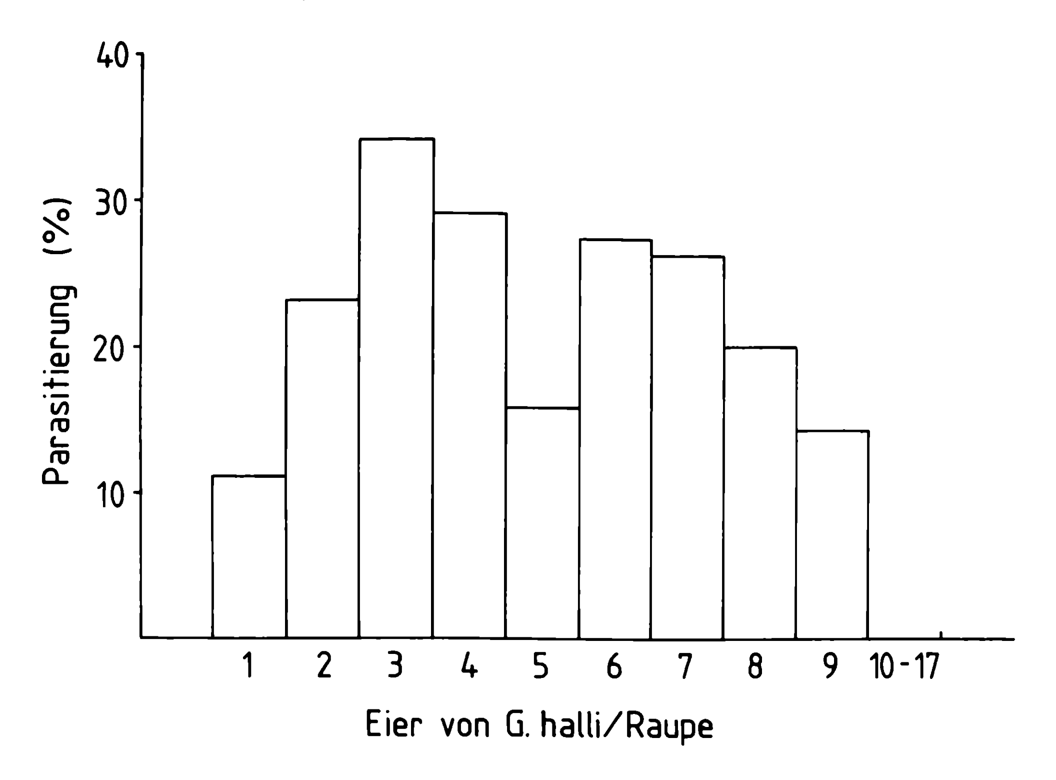


Abb. 9: Erfolgreiche Parasitierungen von *Heliothis armigera* durch *Goniophthalmus halli* in Zusammenhang mit der Anzahl aufgenommener Wirtseier (N = 466).

Für die Laborzucht erwies sich die Verfütterung von drei Tachineneiern an eine Raupe als optimal, da sie einen hohen Parasitierungserfolg mit geringem Aufwand verband. Die geringe Parasitenausbeute bei Aufnahme nur eines Eis mag mit der teilweisen Zerstörung der Eier durch die Mandibeln der Raupen erklärbar sein, während das Ausbleiben jeglichen Parasitierungserfolgs bei Verfütterung von mehr als zehn Eiern sicherlich auf intraspezifische Konkurrenz zurückzuführen ist, die zum Absterben

der Tachinenlarven und oft auch des Wirts führte.

Es entwickelte sich stets nur eine Tachinenlarve pro Wirt, obwohl bei Sektionen abgestorbener Raupen wiederholt mehrere Maden in einem Wirt gefunden wurden. Von 135 sezierten Raupen, die Tachineneier aufgenommen hatten, enthielten 26 Maden, davon 13 je 1, 9 je 2, 2 je 3, eine 6 und eine 7 Maden. Diese Befunde weisen darauf hin, daß bei Superparasitierung die intraspezifische Konkurrenz die Eliminierung der überzähligen Parasiten zur Folge hatte.

G halli entwickelte sich in Raupen des vierten bis sechsten Stadiums seines Wirts. In einer Stichprobe von 30 Raupen, denen je drei Eier verfüttert worden waren, schlüpften je 7 Parasiten (23,3 %) aus Puppen, die im vierten und fünften Larvenstadium parasitiert worden waren und 11 (36,7 %) aus im sechsten Stadium parasitierten. Dieser Unterschied ist im χ^2-Test nicht signifikant.

Die Entwicklungsdauer war einer starken Streuung unterworfen. Aus diesem Grund erwiesen sich Unterschiede in Stichproben in keinem Fall als signifikant. Dennoch zeichneten sich einige Tendenzen ab, auf die kurz eingegangen werden soll. Von der Aufnahme des Parasiteneis bis zur Bildung des Tachinen-Pupariums konnten 9 - 22 Tage vergehen. Diese Zeitspanne schien bei den Weibchen im allgemeinen einen Tag länger zu sein als bei den Männchen und war bei Aufnahme des Eis im sechsten Wirtsstadium gegenüber den beiden anderen um etwa zwei Tage verkürzt. Vier Tage nach der Verpuppung des Wirts bildete sich das Tachinen-Puparium, entweder außerhalb oder innerhalb der Wirtspuppe. Im letzteren Fall streckte sich der abdominale Bereich der Puppe und gab eine bräunliche Flüssigkeit frei. Das Puparium befand sich stets im Thorakalbereich des Wirtes in gleicher Orientierung wie derselbe. Der Durchmesser der männlichen Puparien war im Durchschnitt etwas geringer (4,38 mm; N = 20) als der der weiblichen (4,55 mm; N = 20), doch ließ sich dieser Unterschied statistisch nicht sichern.

Die Puppenruhe von *G halli* betrug in der Regel 8 - 11 Tage, in einigen Fällen auch bis zu 16, wobei die der Weibchen durchschnittlich einen Tag länger war als die der Männchen. Die adulten Tachinen schlüpften stets früh am Morgen, meist vor 8.00 Uhr, und hatten eine starke Neigung, sich mit Hilfe des Ptilinums durch den Wattestopfen nach oben aus dem Röhrchen zu arbeiten. Im Freien finden sich die Puparien wie die Wirtspuppen im Boden. Die Gesamtdauer des Parasitenzyklus von der Eiaufnahme bis zum Schlüpfen der Imagines betrug 19 - 34 Tage mit einem Mittel von 24,4 3,5 Tagen (N = 107).

Wenn die Interpretation der oben skizzierten Tendenzen auch mit aller Zurückhaltung erfolgt, da sie auf statistisch nicht signifikanten Unterschieden basiert, läßt sich doch erkennen, daß vor allem zwei Faktoren die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflußten. Zum einen ist es entscheidend, in welchem Stadium der Wirt das Parasitenei verzehrt. Geschieht dies im letzten Stadium, beschleunigt sich die Parasitenentwicklung, wahrscheinlich verursacht durch das reichlichere Nahrungsangebot in den großen Raupen und / oder hormonelle Gegebenheiten im Wirtskörper. Zum andern spielt das Geschlecht der sich entwickelnden Tachine eine Rolle, indem die Puppenruhe, bei den Weibchen um einen Tag verlängert ist.

Unter bestimmten Voraussetzungen trat *G halli* in der Wirtspuppe in Diapause. Dies geschah vor allem in den Monaten Dezember und Januar, wenn die Temperaturen und die Tageslänge reduziert waren. REED (1965) und ROOME (1979) zeigten, daß Temperatur und Photoperiode auslödende Faktoren für die Diapause des Wirtes *H armigera* sind. Die Diapause der Tachinenlarve wird von der hormonellen Steuerung des Wirts beeinflußt, wie MELLINI (1975) am Beispiel von *Gonia cinerascens* Rondani nachwies. Im Labor in Sao Jorge konnte in einem Fall eine Diapause von ca. einem halben Jahr Dauer beobachtet werden (Januar - Juli 1983). Diapause von *G. halli* in seinem Wirt wurde auch aus Indien berichtet (BHATNAGAR & DAVIES 1978).

Die Schlüpfrate der Puparien blieb in drei aufeinanderfolgenden

Laborgenerationen mit 86 bzw. 88 bzw. 91 % ziemlich hoch (N = 191),und auch das Geschlechterverhältnis blieb mit 1 ♂ 0,98 ♀♀ stets ausgewogen (N = 168).Unter Laborbedingungen war die durchschnittliche Lebensdauer der Geschlechter wenig verschieden mit 11,9 7,3 Tagen bei den Männchen (N = 58) und 13,0 7,9 Tagen bei den Weibchen (N = 55). Die maximale Lebensdauer lag bei 31 bzw. 33 Tagen.

Die Weibchen waren sofort nach dem Schlüpfen bereit zur Kopula, während die Männchen die größte Bereitschaft am Tag nach dem Schlüpfen aufwiesen. Wenn ein Männchen ein paarungswilliges Weibchen wahrnahm, bestieg es dasselbe sogleich und kopulierte. Alle beobachteten Paarungen fanden in den Morgenstunden statt und dauerten von etwa einer Minute bis zu einer halben Stunde. Eine ausführliche Beschreibung der Paarung von *G. halli* geben PATEL und SINGH (1971).

Nach der Begattung durchliefen die Weibchen eine 4 - 11 Tage lange Präovipositionsperiode (Durchschnitt: 7,1 1,7 Tage; N = 31), während der die Eier heranreiften und in den Uterus hinabstiegen. Infolge der Art der Eiablage produziert *G halli* eine große Zahl von Eiern. Es wurden einige Weibchen seziert, die allesamt schon Eier abgelegt hatten, und dabei wurden in einem Fall noch mehr als 4.800 reife Eier gefunden, die fast die ganze Abdominalhöhle erfüllten. Ein Weibchen, das im Labor etwa 600 Eier abgelegt hatte, enthielt noch wenigstens 4.150 Eier. Diese Zahlen mögen veranschaulichen, daß die Gesamtzahl an Eiern pro Weibchen bis gegen 5.000 gehen kann.

Unter günstigen Bedingungen kann der größte Teil der Eier in wenigen Tagen abgelegt werden. Während fünf aufeinanderfolgender Tage wurden die Eier gezählt, die zwei Weibchen im Labor auf Kohlblätter legten. In Tab. 7 sind die Zahlen dieses Versuchs zusammengefaßt, aus denen hervorgeht, daß ein Maximum von über 1.000 Eiern pro Tag erreicht werden kann.

Die Weibchen zogen zur Eiablage die Morgenstunden und die Zeit bis zum frühen Nachmittag vor. Bei Sonnenschein war die Eiabla-

Tab. 7 Eiablage von zwei Weibchen von *Goniophthalmus halli* (am 7. 7. 1983 geschlüpft) auf Kohlblätter im Labor an fünf aufeinanderfolgenden Tagen.

Datum	18.7.	19.7.	20.7.	21.7.	22.7.	Summe
N Eier ♀1	747	1.020	982	549	188	3.486
N Eier ♀2	360	628	381	95	67	1.531

geaktivität deutlich höher als bei bedecktem Wetter. Auf dem Feld fand die Eiablage auf der Oberseite von Kohlblättern oder auf den gelben bis roten Blütenblättern von Straucherbsen statt. An grünen Teilen der Straucherbse wurde auch im Labor niemals eine Eiablage beobachtet. Der bevorzugte Eiablageort des Wirtes *H armigera* wurde im Labor ermittelt, wobei sich zeigte, daß die meisten Eier auf den Schoten (58 % von 1.416 Eiern) zu finden waren, und Knospen und Blüten mit 33 % den zweiten Rang einnahmen. Der Umstand, daß die Tachinen den bevorzugten Eiablage- und Futterplatz ihres Wirtes wie auch andere grüne Teile der Straucherbse nicht belegten, führte zu der Annahme, daß auch Farbreize bei der Eiablage im Spiel sein müssen.

Um dies zu überprüfen, wurden die Farbtäfelchen des MICHEL-Farbenführers angeboten, wobei 175 Eier auf 25 Farbfelder mit Gelb-, Orange- und Rottönen und weitere 104 auf sonstige Farbfelder abgelegt wurden. Das heißt, daß 63 % aller abgelegten Eier sich auf 16 % der Farbtöne, alle im längerwelligen Bereich, konzentrierten. Allein auf das chromgelbe Täfelchen wurden 29 Eier abgelegt, auf das hellorangerote 42.

Um zu besser quantifizierbaren Ergebnissen zu kommen, wurde ein weiterer Versuch durchgeführt, in dem fünf Plastikobjekte verschiedener Farben präsentiert wurden. In Tab. 8 ist die Anzahl der auf den einzelnen Objekten abgelegten Eier festgehalten. Zwar sind wegen der starken Streuung im F-Test nur die Unterschiede zwischen olivgelb und rot signifikant ($p < 0,01$), doch ist die Bevorzugung der ersten Farbe auch den anderen gegenüber dennoch zu erkennen.

Tab. 8: Eiablage von *Goniophtalmus halli* auf verschieden gefärbte Plastikobjekte.

Farbe	olivgelb	grau	gelblichgrün	weiß	rot
N Eier Wdh. 1	1.009	47	149	176	12
N Eier Wdh. 2	257	6	10	11	1

Trotz der starken Streuung in der Farbwahl lassen sich Schlüsse ziehen, wenn man die an Straucherbsen gewonnenen Beobachtungen mit in die Betrachtung einbezieht. In jedem Fall wurde auf Substrate mit gelben und orangen Farbtönen mehr Eier gelegt als auf andere, so daß festgehalten werden kann, daß beim Ausbleiben weiterer (v.a. olfaktorischer) Reize die Farbe des Eiablagesubstrats eine gewisse Bedeutung hat. WESELOH (1981) konnte anhand von Fallenfängen nachweisen, daß Tachinen mit mikrotypen Eiern (*Patelloa silvatica* (Aldrich & Webber) und *Gonia sagax* Townsend) gelb und weiß vorzogen.

Da im Feld wiederholt Eiablage auf grüne Pflanzenteile (vor allem an Kohl und Mais) beobachtet wurde, müssen weitere Stimuli wirksam sein. Es ist naheliegend, daß diese Stimuli von der Anwesenheit der Wirtsraupen ausgehen. Um diese Anahme zu überprüfen, wurde ein Versuch angelegt, in dem Kohlblätter angeboten wurden, die auf die in 4.1.4 beschriebene Weise (echter und simulierter Raupenfraß sowie Präparierung mit Duftspuren) behandelt worden waren und mit unbehandelten Kontrollblättern verglichen. In Tab. 9 sind die Mittelwerte der abgelegten Eier aus je 20 Wiederholungen angegeben.

Tab 9: Eiablage von *Goniophthalmus halli* auf Kohlblätter, die wie im Text beschrieben behandelt wurden, im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle (A mit Fraßspuren, B nur mit Duftspuren, C mit simuliertem Fraß, D mit simuliertem Fraß und Duftspuren).

	A		B		C		D	
	Behand.	Kontr.	Behand.	Kontr.	Behand.	Kontr.	Behand.	Kontr.
$\bar{x}$ der abgelegten Eier	99,0	22,8	44,4	16,3	10,3	6,8	32,3	5,9
$\bar{x}$ Behandlung / $\bar{x}$ Kontrolle	4,35		2,72		1,51		5,52	

Außer in Versuchsglied C waren die Unterschiede der Mittel auf behandelten und Kontrollblättern signifikant (F-Test; $p < 0,01$) Das heißt, daß für alle Kohlblätter, die Geruchsspuren von *H armigera* aufwiesen, eine Bevorzugung nachgewiesen wurde. Der Einfluß von echten oder simulierten Fraßlöchern auf die Eiablage ist nicht so einfach zu belegen. So unterscheidet sich das Mittel der Behandlung A nicht signifikant vom Mittel der Behandlung B, wohl aber von C und D. Aus ungeklärten Gründen sind auch die Mittel der Kontrollen von A und B von denen von C und D signifikant verschieden. Da Witterungs- und sonstige Versuchsbedingungen in allen Versuchsgliedern gleich waren, können die Unterschiede allenfalls auf die in den einzelnen Wiederholungen eingesetzten Weibchen zurückzuführen sein. Um vergleichbare Größen zu erhalten, wurde deshalb der Quotient aus dem Mittelwert der abgelegten Eier in der Behandlung und in der Kontrolle gebildet. Dieser Quotient spiegelt die Bevorzugung des behandelten Blattes gegenüber der jeweiligen Kontrolle quantitativ wider. Anhand dieses Quotienten (siehe Tab. 9) läßt sich ablesen, daß Blätter mit Geruchsspuren und Löchern, seien sie durch Fraß hervorgerufen oder künstlich erzeugt, in höherem Maße bevorzugt wurden als Blätter, die nur eine dieser Komponenten aufwiesen.

Wenn auch in Versuchsglied C keine Bevorzugung belegbar ist, gibt es doch deutliche Hinweise für den Einfluß von Blattstrukturen (vor allem Kanten) auf die Eiablage. Abb. 10 zeigt zwei typische Beispiele für Eiablagemuster im Versuch (Versuchsglied D).

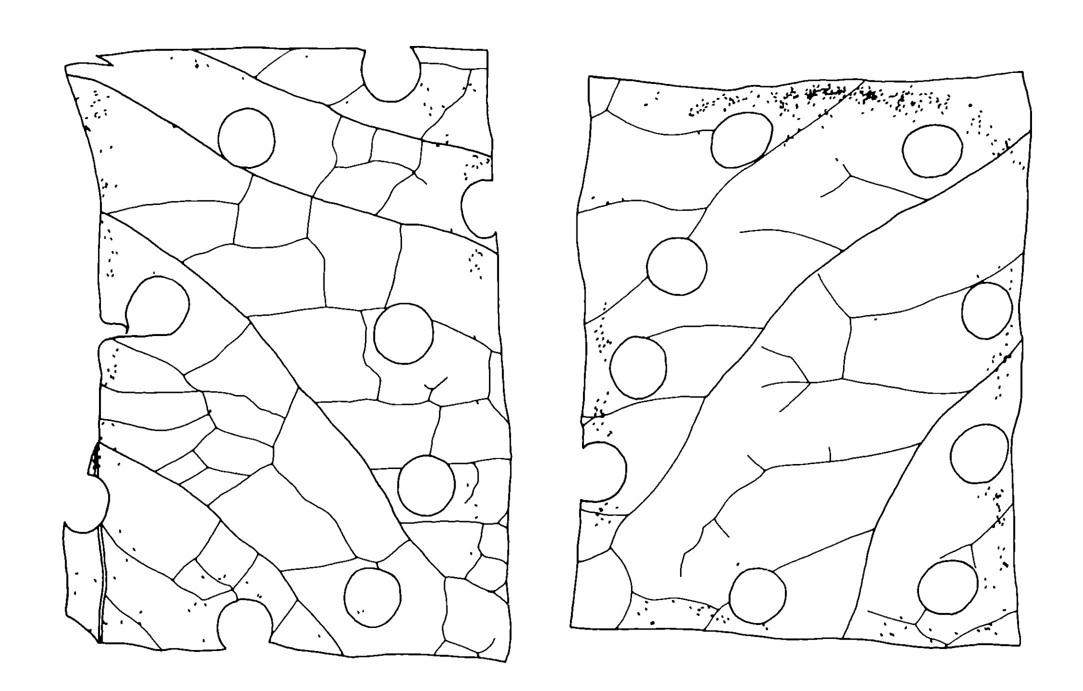


Abb. 10: Eiablagemuster von *Goniophthalmus halli* auf zwei Blattstücken von Kohl, die künstlich gelocht und mit Geruchsspuren von *Heliothis armigera* versehen worden waren.

Daraus ist ersichtlich, daß sich die Eier auf die Ränder konzentrierten, wo sie in einer durchschnittlichen Distanz von zwei bis drei Millimetern von der Kante abgelegt wurden. Die Fliegen liefen bei der Eiablage meist hart an den Kanten entlang, so daß der Ovipositor in ebendiesem Abstand zur Kante zu liegen kam. Vergleichbare Eiablagemuster dokumentierten MELLINI & BRAGA (1982) für *G. cinerascens* auf Blättern von *Pyracantha coccinea* M.J. Roemer. Von *C albicans* (SECHSER 1970; EMBREE 1971) und *Blepharia pratensis* (Meigen) (ODELL & GODWIN 1984)

ist bekannt, daß sie ihre Eier an von den Wirten erzeugten Fraßrändern ablegen. Es gibt Anhaltspunkte dafür, daß die Chemorezeption dabei wichtiger ist als die optische Wahrnehmung, da die Tachinen vor der Eiablage die Blattränder mit den Tarsen abtasten und auf Blattextrakte reagieren. (THOMPSON, ROTH & KING 1983; ODELL & GODWIN 1984)

Bei der Fernorientierung scheinen flüchtige Substanzen eine Rolle als Duftstoffe zu spielen, wobei der Duft der Wirtspflanzen oft attraktiver ist als der der Wirte selbst (NETTLES JR. 1979, 1980) Bezeichnenderweise zeigten Männchen von *Eucelatoria* sp. nicht die gleiche Reaktion auf den Duft der Futterpflanzen der Wirte wie die Weibchen (NETTLES JR. 1980).

Die oben aufgeführten Resultate machen deutlich, daß bei *G halli* und anderen Tachinen, vorwiegend solchen mit Eiablage auf die Futterpflanzen der Wirte, eine ausgeprägte Reaktion auf das Wirtshabitat vorhanden ist. Offensichtlich sind chemische (d.h. Geruchs- und Geschmacks-) Reize wichtiger als optische, doch ist zum Auffinden des Wirtshabitats ein Zusammenspiel verschiedener Sinnesorgane (Augen, Antennen, Tarsen) notwendig. Während die Arbeiten von NETTLES JR. (1979, 1980) und THOMPSON, ROTH & KING (1983) darauf schließen lassen, daß die Eiablage auslösenden chemischen Reize ausschließlich von den Wirtspflanzen kommen, kommt nach ODELL & GODWIN (1984) und den eigenen Untersuchungen ein wichtiger auslösender Faktor direkt vom Wirt. Diese Unterschiede können artspezifischer Natur sein. Bei *G halli* scheint der von der Futterpflanze ausgehende Geruchsreiz weniger wichtig zu sein als der von der Wirtsraupe herrührende.

4.2.2 *Drino zonata* Curran 1927 (Dipt.: Tachinidae)

Im Gegensatz zu *G. halli* handelt es sich bei *D zonata* (Farbtafel Ib) um eine polyphage, ovolarvipare Art, die ihre Wirte direkt belegt. Aus der Literatur (HERTING & SIMMONDS 1976, 1980) ist *D zonata* als Parasit folgender Lepidopteren-Arten bekannt: *Stauropus mediata* Walker (Notodont.), *Dionychopus*

amasis Cramer (Arct.), *Egybolis* vaillantina *Stoll*, *Melanephia tristis* Snellen (Noct.) und *Naroma signifera* Walker (Lymant.). Es folgt eine Liste der auf den Kapverden im Freiland festgestellten Wirte (F) und derjenigen, die zusätzlich im Labor erfolgreich parasitiert wurden (L)

GELECHIIDAE:	
Phthorimaea operculella (Zeller)	L
PLUTELLIDAE:	
Plutella xylostella (L.)	F, L
TORTRICIDAE:	
Olethreutes wahlbergiana Zeller	F, L
Strepsicrates rhotia Meyrick	F
PYRALIDAE:	
Corcyra cephalonica Stainton	L
Lamprosema indicata (Fabricius)	L
Loxostege nudalis Hübner	F
Phycita ?eremica Amsel	L
GEOMETRIDAE:	
Tephrina pulinda deerraria Walker	F
Thalassodes digressa (Walker)	F, L
NOCTUIDAE:	
Discestra trifolii (Hufnagel)	F
Grammodes congenita Walker	L
Mythimna loreyi (Duponchel)	F
Sesamia nonagrioides (Lefebvre)	F, L
Spodoptera exempta (Walker)	L
Trichoplusia ni (Hübner)	F, L
Trichoplusia orichalcea (Fabricius)	F

A. atropos, *H celerio* und *Mocis mayeri* (Boisduval) (Noct.) wurden wiederholt parasitiert im Feld gefunden, wobei auf die Sphingidenraupen oft mehr als zehn (Maximum: ca. 45) Eier abgelegt worden waren, doch entwickelten sich keine Tachinen in diesen Wirten. In einigen Fällen starben diese ab, meistens jedoch verpuppten sie sich und es schlüpften normal entwickelte Falter.

Raupen von *P demodocus* und *L boeticus* wurden im Labor zwar angeboten, aber von den Weibchen nicht beachtet, während die Raupen von *H. armigera* und *S littoralis* wohl Parasitierungversuche auslösten, die aber in keinem Fall zum Erfolg führten. Mögliche Gründe dafür sollen weiter unten diskutiert werden.

Aus der Wirtsliste ist ersichtlich, daß *D zonata* weder auf bestimmte Lepidopteren-Familien spezialisiert ist, noch Wirte mit ähnlicher Lebensweise auswählt. Sie parasitiert im Feld gleichermaßen die verborgen lebenden Wicklerraupen *O wahlbergiana* und *S rhotia* wie Raupen, die offen auf der Blattoberfläche fressen *P xylostella, T digressa, T ni*) *D zonata* kann sich in sehr kleinen Wirten wie *P xylostella* zu vollwertigen Imagines entwickeln und parasitiert ebensogut vergleichsweise große Raupen wie *T ni* erfolgreich. Auch in bezug auf das Wirtshabitat sind keine Präferenzen erkennbar. So findet man die Tachinen an krautigen Pflanzen wie Kohl oder Amaranth und auch an Bäumen und Sträuchern (Guajave, Rizinus). Im Labor wurde bei gleichzeitigem Angebot der Wirte *O wahlbergiana, T digressa* und *T ni* keine Bevorzugung einer dieser Arten registriert.

D. zonata bevorzugte Altlarven und Präpuppen zur Parasitierung, obwohl auch kleinere und mittlere Raupenstadien mit Eiern belegt wurden. Die Gesamtlänge des Zyklus in Altlarven von *T ni* von der Parasitierung bis zum Schlüpfen der Adulten betrug 10,6   0,8 Tage beim männlichen (N = 30) und 10,9   0,8 Tage beim weiblichen Geschlecht (N = 30), wobei die Puppenruhe 6,6   0,7 bzw. 7,1   0,6 Tage in Anspruch nahm. Das heißt, daß die Larvalentwicklung in der relativ kurzen Zeitspanne von etwa vier Tagen abgeschlossen wurde. In allen anderen Laborwirten war die Entwicklungsdauer vergleichbar, doch liegen für die einzelnen Wirtsarten zu wenig Daten für eine detaillierte Gegenüberstellung vor.

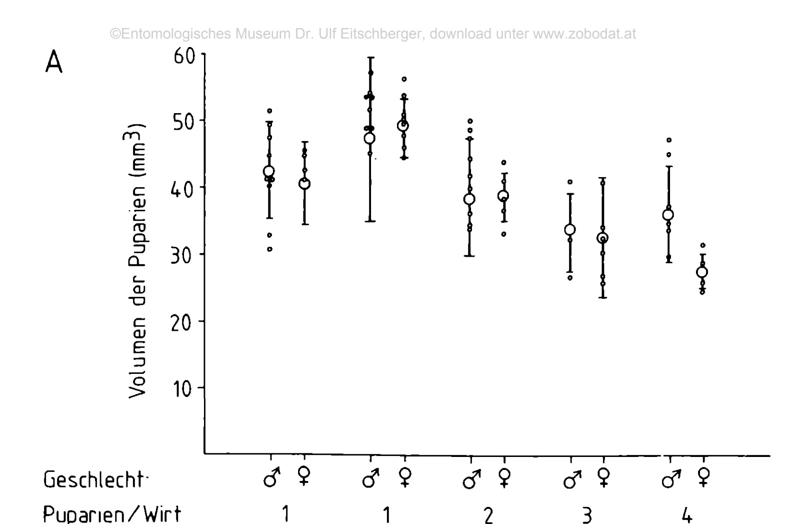
Die Tachinenlarven verließen den Wirt fast stets vor der Verpuppung. Bei Wirten die einen Kokon spinnen (*T ni, P xylostella*), wurde dieser noch fertiggestellt, bevor sich der

Parasit ausbohrte. Es wurde nur einmal beobachtet, daß eine Made von *D zonata* sich erst aus der Puppe ausbohrte. Die adulten Fliegen schlüpften morgens, meist zwischen 8.00 und 9.00 Uhr und arbeiteten sich wie *G halli* mit Hilfe ihrer Stirnblase durch die Wattestopfen nach außen.

Aus feldgesammelten Raupen schlüpfte in der Mehrzahl nur eine Tachine, in einigen Fällen (bei *T orichalcea*) aber auch bis zu vier. Im Labor entwickelten sich in Raupen von *T digressa* bis zu zwei gesunde Parasiten, in *S. nonagrioides* drei und in *T ni* bis zu sechs. In solchen Fällen war die Größe der Imagines stark reduziert. Ähnliche Beobachtungen machten ACHAN et al. (1968) an *Drino imberbis* Wiedemann.

Es ist schwierig, bei *D zonata* Gregär- und Superparasitismus scharf zu trennen. Unter Laborbedingungen fand öfters eindeutige Superparasitierung statt, vor allem dann, wenn wenige Wirtsraupen über einen längeren Zeitraum hinweg angeboten wurden. So wurden kleinere Raupen wie *P xylostella* oder *O. wahlbergiana* mit bis zu 10 Eiern belegt, größere wie *T digressa* und *T ni* mit bis zu 18. In den meisten Fällen starben solche superparasitierten Wirte in kurzer Zeit (nach 2- 4 Tagen), gelegentlich verpuppten sich die Raupen, vor allem bei *T digressa*, wo öfters das Einbohren der Tachinenmaden wegen des starken Integuments mißlang. Manchmal schlüpfte nur eine Tachine aus stark belegten Wirten, was auf intraspezifische Konkurrenz mit Ausschaltung der überschüssigen Maden schließen läßt.

Die Größe der Puparien und Imagines war sehr unterschiedlich und hing vom Geschlecht, von der Wirtsart und von der Anzahl der Parasiten ab, die sich in einem Wirt entwickelten (Abb. 11). Die Männchen waren im allgemeinen größer als die Weibchen, und im Feld wurden auf Plusiinae durchschnittlich größere Parasiten gefunden als im Labor erzeugt wurden.



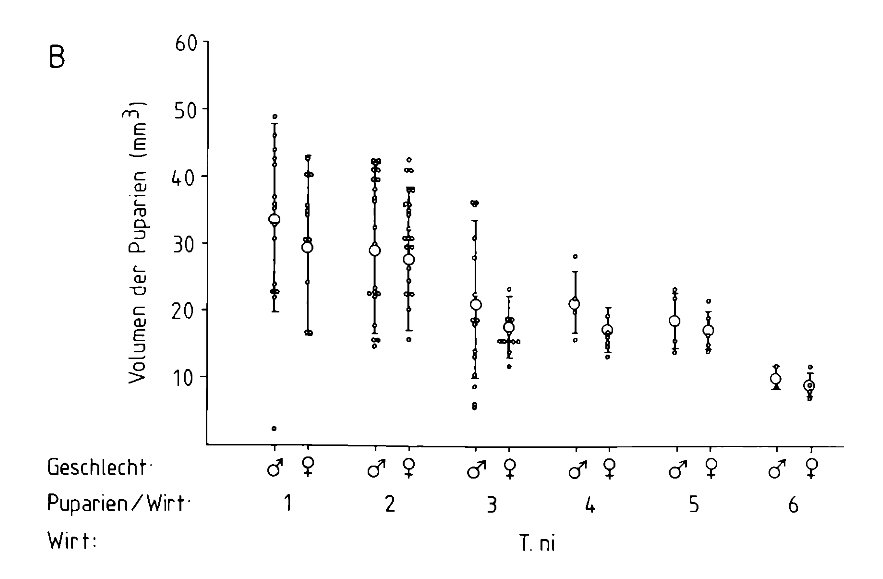


Abb. 11: Volumina der Puparien von *Drino zonata* aus Plusiinae, aufgeschlüsselt nach Geschlecht und Anzahl Parasiten / Wirt. Die kleinen Kreise bedeuten einzelne Meßwerte, die größeren Mittelwerte und die Balken geben die Standardabweichung an. A Daten aus dem Feld, B Daten aus der Laborzucht.

Aus den kleinen Raupen von *P xylostella* schlüpften sowohl im Feld als auch im Labor extrem kleine Tachinen. So hatte z.B. ein im Labor erzeugtes Puparium aus diesem Wirt nur 4,83 mm^3 Rauminhalt. Der Mittelwert von sechs Puparien aus feldgesammel-

ten Raupen (Preguiça, São Nicolau, 12/84) betrug sogar nur 2,50 0,30 mm^3 Aus diesen sehr kleinen Puparien schlüpften oft keine Imagines, da sie wegen ihrer dünnen Wandung schnell austrockneten. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Größe des Wirtes und die Anzahl von Parasitenlarven pro Wirt über das Nahrungsangebot die Größe der Tachinen bestimmen. Unbekannt ist, warum bei *D zonata* die Männchen größer sind als die Weibchen.

Die Schlüpfrate der Puparien lag in der ersten Laborgeneration bei 86 % (N = 94) Wie schon bei *G. halli* war auch bei *D zonata* das Geschlechterverhältnis in der Zucht mit 1 ♂ 0,91 ♀♀ (N = 134) ausgewogen. Die adulten Männchen lebten durchschnittlich 11,9 7,7 Tage (Maximum: 27; N = 27), die Weibchen 17,1 ± 9,1 Tage (Maximum: 38; N = 31).

Das Paarungsverhalten war wenig verschieden von dem der Art *G halli*. Die Männchen waren ebenfalls am Tag nach dem Schlüpfen sehr paarungswillig und begatteten frisch geschlüpfte Weibchen, oft schon, bevor diese ausgefärbt waren und die Flügel ausgebreitet hatten. Die beobachteten Kopulationen dauerten von etwa fünf Minuten bis über vier Stunden. Paarungen von mehr als zwei Stunden Dauer wurden vergleichsweise häufig beobachtet. Wenn die Kopula nur wenige Minuten in Anspruch nahm, wurde sie in der Regel bald wiederholt, bis eine Gesamtdauer von mindestens vier Stunden erreicht war. Bei einem Paar wurden neun aufeinanderfolgende Paarungen mit höchstens vierminütigen Pausen registriert. Nach etwa vier Stunden begann die Bereitschaft bei den meisten Paaren nachzulassen.

Die Präovipositionsperiode wurde nur bei vier Weibchen festgestellt und betrug 5 - 6 Tage. Die Gesamtzahl der nach und nach heranreifenden Eier wurde nicht erfaßt, doch wurden im Labor von einem Weibchen mehr als hundert Eier abgelegt. Ein seziertes Weibchen enthielt zwischen 60 und 70 reife Eier, in denen die Larven schon fertig ausgebildet waren.

Wenn die Präovipositionsperiode abgelaufen war, begannen die

Weibchen mit einem auffälligen Suchverhalten, wobei sie unruhig im Käfig hin- und herliefen. Im Freiland wurden die Weibchen bei Suchflügen gesehen, wobei sie in geringem Abstand über Futterpflanzen ihrer Wirte flogen. Männchen wurden übrigens auf die gleiche Weise fliegend beobachtet, anscheinend auf der Suche nach weiblichen Tieren. Es hatte den Anschein, daß die Tachinen auf Distanz erkennen können, auf welchen Pflanzen die Wirtssuche erfolgversprechend ist, denn sie wurden beobachtet, wie sie in schnellem Flug auf Rizinusbüsche zustrebten, ohne von der übrigen Vegetation Notiz zu nehmen, um dann die Rizinusblätter genau zu examinieren, auf denen u.a. Raupen von *O wahlbergiana* und *T digressa* fraßen. Nach MONTEITH (1964) wurden *Drino bohemica* Mesnil und *Bessa harveyi* Townsend von befallenen Wirtspflanzen stärker angezogen als von gesunden. In den Experimenten von MONTEITH wurde der Befall durch künstliche Entlaubung simuliert.

Wenn im Labor auf das Suchverhalten von *D zonata* hin Wirtsraupen in die Käfige gegeben wurden, reagierten die Tachinen sehr stark auf von den Raupen ausgehende Bewegungsreize. Raupen, die wie *T digressa* lange Zeit ruhig verharrten, wurden oft nicht beachtet, obwohl die Weibchen bei der Suche neben ihnen vorbei oder gar über sie hinwegliefen. MONTEITH (1956) wies mit Atrappenversuchen nach, daß Bewegungsreize eine wichtige Rolle als Eiblagestimulanz für *D. bohemica* spielen. Parasitierungsversuche wurden bei *D. zonata* nur beobachtet, wenn eine Raupe sich zuvor bewegt hatte. Verhielt sich die Raupe dann wieder einen

Augenblick ruhig, nutzte die Tachine dies zum Angriff. Normalerweise näherte sich *D zonata* von der Seite bis auf drei oder vier Millimeter und beobachtete das potentielle Opfer eine Weile. Manchmal berührten die Tachinen die Raupen vorsichtig mit einem oder beiden Vorderbeinen, wie es COCHEREAU (1974) bei *Winthemia caledoniae* Mesnil beobachtete. Die Schlußfolgerung von COCHEREAU, daß dieses Verhalten der Messung des Abstandes für die Eiablage diene, erscheint einleuchtend, da diese Berührung bei *D zonata* meist aus einer Distanz von etwa 3 mm erfolgte, die Tachine nach einigen Sekunden bis auf 2 mm vorrückte und angriff.

Die Eiablage erfolgte in schnellem Vorstoß mit weit zwischen den Beinen vorgestrecktem Ovipositor. Die Fliegen setzten sich fast nie auf den Wirt, sondern parasitierten von einer seitlichen Position auf dem Substrat aus. Bei *T digressa* wurden gelegentlich Ausnahmen von dieser Regel beobachtet. Es wurden alle Körperteile mit Ausnahme des Kopfes und der Thorakalbeine mit Eiern belegt. Bedingt durch die Position des Ovipositors bei der Eiablage wurden die Eier meist auf die ventrale Hälfte des Wirtskörpers abgelegt (bei *T ni* zu ca. 70 %, bei *T digressa* zu ca. 80 %; N = 100 für beide Arten). In Abb. 12 ist die Verteilung von 200 abgelegten Tachineneiern auf den einzelnen Segmenten der Wirte *T ni* und *T digressa* dargestellt.

Aus der Grafik geht hervor, daß die Körperenden relativ schwach belegt wurden und die größte Zahl abgelegter Eier sich im Bereich des fünften Abdominalsegmentes, d.h. im hinteren Drittel des Körpers befand. Hierbei handelt es sich um eine Zone, in der der parasitierte Wirt die Eier mit den Mandibeln entfernen kann. Bei Parasitierung durch *D zonata* konnte das zwar nie beobachtet werden, bei parasitischen Hymenopteren (*Euplectrus* sp.) kam es jedoch vor, wenn sich die Eier an für die Mandibeln zugänglichen Stellen befanden. Vielleicht irritierten die angeklebten Tachineneier die Wirtsraupen weniger als die in der Haut verankerten Eier von *Euplectrus* sp. Außerdem sind die Tachinenlarven durch das schnelle Schlüpfen und Einbohren nur wenige Minuten dieser Gefahr ausgesetzt.

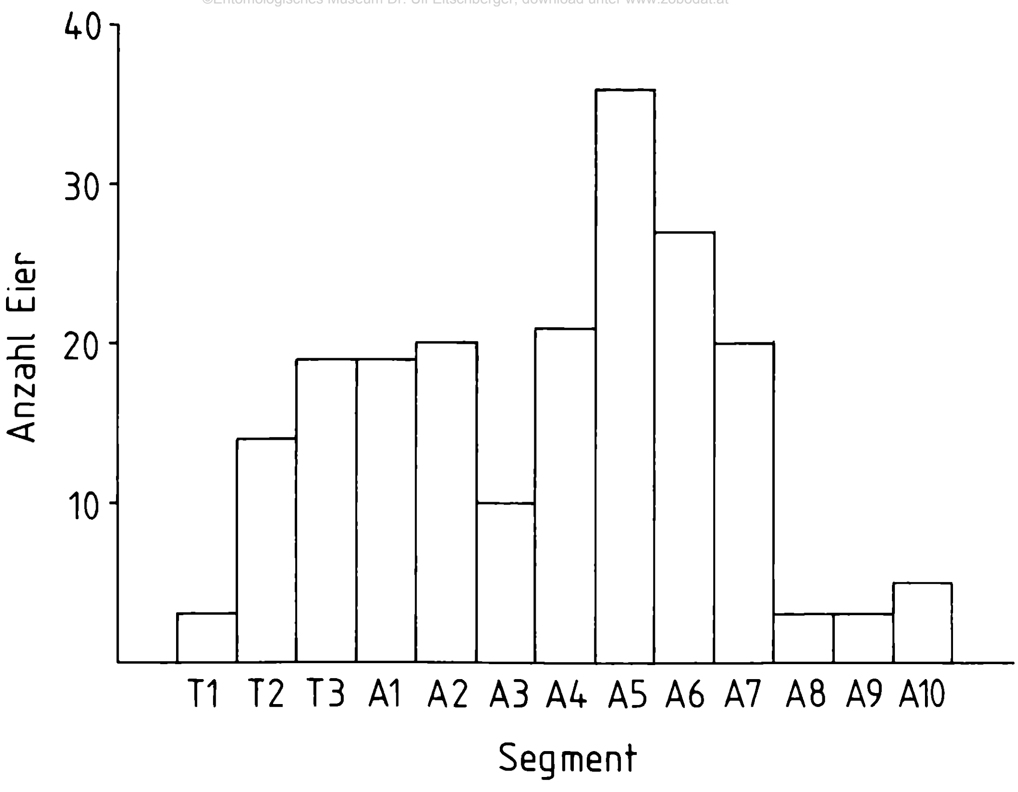


Abb. 12: Eiablage von *Drino zonata* auf den einzelnen Segmenten der Wirte *Trichoplusia ni* und *Thalassodes digressa* (N = 200)

Das Schlüpfen und Einbohren nahm zwischen fünf Minuten und einer halben Stunde in Anspruch. Nicht allen Maden gelang es, das Integument der Raupe zu perforieren. Vor allem bei dem Wirt *T digressa* blieben viele auf der Außenseite und gingen zugrunde. Dieses Phänomen geht wohl auf die Festigkeit des Gewebes zurück. Auch bei *S. littoralis* scheint ein derartiger mechanischer Schutz wirksam zu sein. Wenn die Raupen auch relativ träge sind, erregten sie doch einiges Interesse bei den Tachinenweibchen und wurden wiederholt mit Eiern belegt, die nie zur Entwicklung kamen.

Viele Raupen wirken Angriffen von *D. zonata* und anderen Parasi-

ten durch ihr Verhalten entgegen. Oft konnte beobachtet werden, wie Raupen versuchten, die Tachinen in die Flucht zu schlagen. Die Raupen von *T ni* schlugen mit dem Vorderleib nach sich nähernden *D zonata* und konnten auf diese Weise manchmal Angriffe abwehren. Allerdings gelang es den Tachinen dennoch häufig, Eier anzubringen.

Die Raupen von *H armigera* erweckten starkes Interesse bei *D zonata*, jedoch verhinderten sie sehr wirkungsvoll Parasitierungsversuche. Bei Annäherung einer Tachine schlugen die Raupen heftig mit dem Vorderleib um sich und bissen nach den Fliegen, so daß diese sehr selten nahe genug an die Raupen herankamen, um sie mit dem Ovipositor zu erreichen.Selbst wenn die Tachinen sie berühren konnten, wurde in keinem Fall eine Eiablage beobachtet. *D zonata* konnte weder aus im Feld gesammelten Raupen von *H. armigera* gezogen, noch im Labor auf ihr gezüchtet werden.

P operculella verteidigte sich auf eine ebenfalls sehr effektive Weise, indem sie bei Störung stark zappelte, so daß sie keinerlei Angriffsfläche bot und den Gegner verwirrte.

Das entgegengesetzte Verhalten, ruhiges Verharren, scheint auch Schutzfunktion zu haben. Wie schon angeführt, reagierte *D zonata* wie manche anderen Tachinen auf Bewegungsreize. Die trägen Raupen von *P demodocus* und *L. boeticus* wurden nie parasitiert, was einfach darauf zurückzuführen sein mag, daß sie den Parasiten durch ihre Bewegungslosigkeit keinerlei Stimuli anboten. Wie schon oben beschrieben, reagierte *D zonata* auch erst auf *T digressa*, wenn diese sich bewegte. Solange die Raupen in typischer Spannermanier ruhig dasaßen, waren sie vor Attacken sicher.

P xylostella verfügt im Feld über einen guten Schutzreflex, wo sich die Raupen bei Störung einfach fallenlassen und so blitzschnell aus dem Gefahrenbereich verschwinden. In den beengten Verhältnissen eines Käfigs im Labor führte dieser Reflex allerdings nicht zum Ziel und die Raupen wurden stark parasitiert.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß *D zonata* wesentlich stärker direkt auf seine Wirte fixiert ist als *G halli* Während bei zuletzt genannter Art die Stimuli zur Eiablage großenteils vom Wirtshabitat ausgehen, ist das Habitat bei *D zonata* nur für die Wirtsfindung ausschlaggebend. Die Stimuli für die Eiablage gehen dann wohl einzig und allein vom Wirt selbst aus.

4.2.3 *Trichogrammatoidea lutea* Girault 1912 (Hym.: Trichogrammatidae)

Der polyphage Parasit von Lepidoptereneiern *T lutea* (Farbtafel Ic, d) wurde vor allem in der Gemüsesaison häufig im Feld gefunden. Aus der folgenden Liste gehen die Wirte hervor, die in Santiago im Freiland parasitiert wurden (F), sowie die Laborwirte (L)

PLUTELLIDAE:	
Plutella xylostella (L.)	L
PTEROPHORIDAE:	
Marasmarcha pumilio Zeller	L
PYRALIDAE:	
Lamprosema indicata (Fabricius)	F
SPHINGIDAE:	
Hippotion celerio L.	F
NOCTUIDAE:	
Chrysodeixis chalcites (Esper)	F, L
Heliothis armigera (Hübner)	F, L
Trichoplusia ni (Hübner)	F, L
Sesamia nonagrioides (Lefebvre)	L
Spodoptera littoralis (Boisduval)	L
PAPILIONIDAE:	
Papilio demodocus Esper	F

L indicata, *H celerio*, *C. chalcites*, *T ni* und *P demodocus* sind neue Wirtsnachweise für *T lutea* im Feld. Im Labor wurden fast alle angebotenen Arten von Schmetterlingseiern akzeptiert.

Eine Ausnahme bildete *L. boeticus*, von dem etwa ein Dutzend Eier präsentiert wurden, die keinerlei Beachtung fanden. Große Eier, wie z.B. die von *P demodocus* oder *H celerio*, lösten starke Eiablageaktivitäten aus, doch gelang es den Weibchen nicht, das Chorion zu perforieren. Nach CLAUSEN (1940) ist die Dicke des Chorions ein limitierender Faktor des Wirtsspektrums von Trichogrammatiden. Bei 51 parasitierten Eiern von *H celerio* (gesammelt in São Jorge auf *Boerhavia* sp., 12/84) und drei parasitierten Eiern von *P demodocus* hat die Parasitierung sehr wahrscheinlich unmittelbar nach Ablage der Eier stattgefunden, als das Chorion noch relativ weich war.

Auf der Insel Santiago wurden einige Male Lepidoptereneier im Feld gesammelt, um die Parasitierungsraten von *T lutea* zu erfassen. In Tab. 10 sind die Ergebnisse dieser Aufsammlungen zusammengefaßt.

Da die ausgezählten Parasitierungsraten ein verzerrtes Bild der Verhältnisse im Feld zeichnen, wurden die Daten mit der Korrekturformel von MARSTON (1980) verrechnet:

$$GTP = GP + GP\ (1 - GP)$$

(mit GTP = geschätzte tatsächliche Parasitierung und GP = gefundene Parasitierung). Das Ausmaß der Parasitierung im Feld schwankte stark, doch zeigen die Parasitierungsraten von Plusiinen-Eiern auf Möhren, daß *T lutea* ein wichtiger natürlicher Gegenspieler von Schadlepidopteren auf den Kapverden ist.

Die Parasitierungsraten von Noctuiden-Eiern auf Blumenkohl zeigen eine leichte Bevorzugung der Eier von *H armigera* vor denen von *T ni*. Obwohl der Anteil an Eiern von *H. armigera* in beiden Aufsammlungen nur etwa 40 % war, waren sie stärker parasitiert als die in größeren Mengen im Feld vorhandenen Eier von *T ni*. Bei niedriger Gesamtparasitierung scheint diese Bevorzugung stärker ausgeprägt als bei höherer.

Tab. 10: Parasitierung von Schmetterlingseiern im Feld durch *Trichogrammatoidea lutea* auf der Insel Santiago.

Ort	Datum	Kultur	Wirt	Zahl gesammelte Eier	Zahl parasitierte Eier	% parasitierte Eier (gefunden)	% parasitierte Eier (korrigiert nach MARSTON)	Mittelwert geschlüpfte Parasiten / Wirtsei
Achada Fazenda*	15.2.83	Möhre	Plusiinae	57	51	89,5	99	3,1
Achada Fazenda*	21.2.83	Möhre	Plusiinae	80	71	88,9	99	3,1
Boa Entrada	11.1.84	Zitrone	Papilio demodocus	21	1	3,7	7	12
Boa Entrada	2.2.84	Tomate	Chrysodeixis chalcites	151	6	4,0	8	2,8
Achada Fazenda	17.2.84	Tomate	H. armigera und C. chalcites	115	41	35,7	59	2,3
Santa Cruz	22.2.84	Blumenkohl	Trichoplusia ni	120	10	8,3	16	2,7
Santa Cruz	22.2.84	Blumenkohl	Heliothis armigera	90	22	24,4	43	2,7
Santa Cruz	3.3.84	Blumenkohl	T. ni	126	32	25,4	44	2,8
Santa Cruz	3.3.84	Blumenkohl	H. armigera	79	25	31,6	53	3,1
São Jorge	13.12.84	Möhre	Plusiinae	104	65	62,5	86	3,5

*unveröffentlichte Daten von A. van Harten

Die Länge des Zyklus wurde im Labor in Eiern von *S nonagrioides* bestimmt. Sie betrug im Mittel 16,0 1,0 Tage (N = 80) mit einer Mindestdauer von 14 und einer Höchstdauer von 19 Tagen. Fünf bis sechs Tage nach der Parasitierung wurden die Wirtseier grau bis schwarz. Die Parasiten schlüpften vormittags, zuerst die männlichen Tiere und dann die Weibchen, alle aus demselben Loch. Die Männchen erwarteten die Weibchen gleich am Schlupfloch zur Begattung. Einzelheiten hierzu finden sich in Abschnitt 4.2.8.

Die Lebensdauer der Imagines war im Durchschnitt mit einem Mittel von 2,4 1,6 Tagen für die Männchen (N = 28) und 3,7 3,3 Tagen für die Weibchen (N = 86) sehr kurz. Da ein Männchen 10, und acht Weibchen über 10, eines sogar 22 Tage erreichten, ist offensichtlich, daß die Tiere eine höhere Lebenserwartung haben. Vermutlich waren die Haltungsbedingungen im Labor für die empfindlichen Tiere nicht günstig, da die Untersuchung von *T lutea* im Winter 1983/84 stattfand, zu einer Zeit, in der der Harmattan extrem niedrige Luftfeuchte mit sich bringt.

Zum Zeitpunkt des Schlüpfens sind die ersten Eier der arrhenotoken Weibchen bereits herangereift. Wenn ein Weibchen nach dem Schlüpfen nicht sofort begattet wurde, verzögerte sich dadurch die Eiablage nicht. Das Weibchen legte in diesem Fall solange unbefruchtete Eier ab, bis sich ein Männchen zur Kopula fand. Bald nach dem Schlüpfen begannen die Weibchen nach Wirtseiern zu suchen, was sich vor allem in unruhigem Herumlaufen äußerte. Wenn ein Weibchen ein Ei fand, bestieg es dieses und prüfte es genau mit den Antennen. Wurde das Ei in dieser Phase akzeptiert, probte das Weibchen mit dem Ovipositor, und wenn auch diese Prüfung positiv ausfiel, wurde das Ei angestochen. Daraufhin blieben die Weibchen lange Zeit (zwischen 20 Minuten und einer Stunde) ruhig sitzen und legten ihre Eier ab. Von Zeit zu Zeit wurden dabei rhythmische Bewegungen des ganzen Körpers ausgeführt. Nach Beendigung der Eiablage schienen die Weibchen das parasitierte Ei nochmals zu überprüfen. Manchmal stachen sie dann ein zweites Mal an und machten eine erneute

Eiablage. Wenn mehrere Weibchen sich für das selbe Wirtsei interessierten, kam es nicht zu agressiven Handlungen. Vor allem auf kleineren Eiern störten sich die Weibchen jedoch meist gegenseitig während der Prüfung, so daß schließlich keine von ihnen zur Eiablage kam. Eine detaillierte Studie der Suchrate und der gegenseitigen Störung bei *T lutea* wurde von KFIR (1982) durchgeführt.

Nach CLAUSEN (1940) sollen die Weibchen der meisten Arten von Trichogrammatiden nicht zwischen parasitierten und nicht parasitierten Eiern unterscheiden können, während FRANZ & VOEGELE (1974) von einer Unterscheidungsfähigkeit bei allen Arten ausgehen. Für *T lutea* konnte im Labor nicht nachgewiesen werden, daß sie dieses Unterscheidungsvermögen besaßen oder es sich durch Lernen erwarben, wie es etwa bei *Trichogramma evanescens* Westwood bekannt ist (SALT 1937). Sowohl unerfahrene als auch erfahrene Weibchen Weibchen parasitierten Wirtseier, die kurz zuvor oder am Vortag schon einmal parasitiert worden waren. Aus solchen superparasitierten Eiern konnte oft kein Nachwuchs erzielt werden.

Bei der überprüfung der Wirtseier schätzten die Weibchen die Größe ab und legten eine dementsprechende Anzahl Eier hinein. KLOMP & TEERINK (1962, 1978) wiesen bei *Trichogramma embryophagum* Hartig nach, daß die Regelung der Brutgröße in erster Linie durch die Anzahl der abgelegten Eier erfolgt und erst in zweiter Linie durch intraspezifische Konkurrenz. In Tab. 11 sind die durchschnittlichen Brutgrößen und die Geschlechterverhältnisse in den Eiern verschiedener Wirte zusammengefaßt.

Wie aus den Mittelwerten der Parasiten pro Wirtsei hervorgeht, sind die Weibchen von *T lutea* zu einer präzisen Steuerung der Größe ihrer Bruten entsprechend der Kapazität der Wirtseier

Tab. 11: Durchschnittliche Brutgrößen und Geschlechterverhältnisse von *Trichogrammatoidea lutea* in verschiedenen Wirten.

Wirt	Form der Eier	Größe der Eier	Laborversuch (L) oder Feldgesammeltes Material (F)	Ø Parasiten / Wirtsei	Geschlechterverhältnis	N
Plutella xylostella		l 0,4 - 0,5 mm b 0,25 - 0,3 mm	L	1	1 1,4	140
Plusiinae (T. ni und C. chalcites		d 0, 55 - 0,65 mm h 0,3 - 0,4 mm	F	3,0	1 2,0	262
Heliothis armigera		d 0,4 - 0,5 mm h 0,5 - 0,6 mm	F	2,8	1 2,1	54
Sesamia nonagrioides		d 0,8 - 0,85 mm h = 0,2 - 0,25 mm	L	3,7	1 2,0	76
Hippotion celerio		d 1,3 - 1,5 mm	F	14,3	1 4,3	51

befähigt. Aus 88 % der Plusiinen-Eier schlüpften zwei bis vier Parasiten; 50 % der parasitierten Eier von *H. armigera* enthielten drei *T lutea*, weitere 40 % zwei oder vier, und in 74 % der Eier von *S. nonagrioides* entwickelten sich drei bis fünf Individuen. Aus den vergleichsweise großen Eiern von *H. celerio* schlüpften bis zu 34 Parasiten.

Es fällt auf, daß in den kleinen Eiern von *P xylostella*, die nur einem Parasiten Nahrung bieten können, der Weibchenüberschuß geringer war als in größeren Wirtseiern. Dies weist darauf hin, daß äußere Einflüsse das Geschlechterverhältnis beeinflussen können. Wie bei *T lutea* ist z.B. auch bei *Chelonus inanitus* (L.) (Braconidae) die Anzahl der Weibchen einer Brut mit der Eigröße des Wirtes positiv korreliert (RECHAV 1978). Eine umfassende Betrachtung zu Fragen der Geschlechterverhältnisse dieses und anderer parasitischer Hymenopteren folgt in Abschnitt 4.2.7.

Bei zehn Weibchen wurde die Anzahl parasitierter Eier und der Nachkommen am Wirt *S. nonagrioides* ermittelt. Die Werte für die einzelnen Tage sind in Tab. 12 zusammengestellt.

Tab. 12: Eiablage von 10 Weibchen von *Trichogrammatoidea lutea* im Labor auf dem Wirt *S nonagrioides*.

Tage nach dem Schlüpfen	Anzahl parasitierter Wirtseier	Anzahl geschlüpfter Parasiten	Durchschnitt Parasiten pro Wirtsei
0	3,7 ± 1,7	12,4 ± 6,2	3,9 ± 2,6
1	1,5 0,8	2,5 2,0	1,5 1,4
2	1,3 0,9	2,4 2,2	1,5 1,3
3	0,4 0,5	0,4 0,9	0,4 0,9

Alle Weibchen parasitierten höchstens vier Tage lang, wobei sowohl die Anzahl der parasitierten Wirtseier als auch die des Nachwuchses am Tag des Schlüpfens mit Abstand am größten war. An den nächsten beiden Tagen waren diese Zahlen weit zurückgegangen und am folgenden Tag nochmals stark herabgesetzt. Der Durchschnitt der Parasiten pro Wirtsei folgte ebenfalls dieser Tendenz, was auf eine Erschöpfung der Weibchen hindeutet. Die Höchstzahl der von einem Weibchen insgesamt belegten Wirtseier betrug 13, aus denen 37 Parasiten schlüpften. Am Tag des Schlüpfens belegte dieses Weibchen sieben Wirtseier, aus denen ein Nachwuchs von 24 Tieren kam. Verglichen mit Literaturwerten (z.B. CLAUSEN 1940) scheint die Reproduktionskapazität, wie sie aus dem Versuch hervorgeht, für eine Trichogrammatide recht niedrig, und es ist zu vermuten, daß die Witterungsverhältnisse, die wohl das Überleben der Imagines beeinflußten, sich auch hier negativ auswirkten.

4.2.4 *Telenomus demodoci* Nixon 1936 (Hym.: Scelionidae)

T demodoci (Farbtafel II) ist auf der Insel Santiago zu allen Jahreszeiten in den Eiern von *P demodocus* zu finden, wobei das Ausmaß der Parasitierung starken Schwankungen unterliegt, die jedoch nicht mit dem Ort oder der Jahreszeit in Zusammenhang gebracht werden konnten, da die Zahl der Proben (vgl. Tab. 13) dazu nicht ausreicht.

Tab. 13: Parasitierung von Eiern von *Papilio demodocus* durch *Telenomus demodoci* auf der Insel Santiago.

Ort	Datum	Zahl gesammelte Eier	Zahl parasitierte Eier	% parasitierte Eier (gefunden)	% parasitierte Eier (korrigiert nach MARSTON)	Mittelwert Parasiten / Wirtsei
Santa Cruz	16.8.82	45	16	35,6	58,5	2,6
Santa Cruz	10.1.84	17	6	35,2	58,0	3,2
Boa Entrada	11.1.84	27	20	74,1	93,3	5,0
São Jorge	14.1.84	12	12	100	100	5,0
São Jorge	17.1.84	7	5	71,4	91,8	4,6
Santa Cruz	18.1.84	17	12	70,6	91,4	3,8
Santa Cruz	1.2.84	35	15	42,9	67,4	3,8
Santa Cruz	17.2.84	18	12	66,7	88,9	3,3
Santa Cruz	3.3.84	37	1	2,7	5,3	3
Boa Entrada	5.3.84	13	10	76,9	94,7	2,8
Santa Cruz	17.3.84	7	1	14,3	26,6	3
São Jorge	24.3.84	10	7	70,0	91,0	4,1
Summe / Mittel		245	117	47,8	72,8	3,8

Im Mittel war fast die Hälfte der gesammelten Eier parasitiert, woraus man eine geschätzte tatsächliche Parasitierungsrate von 73 % ableiten kann. Im Durchschnitt schlüpften 3,8 Parasiten aus jedem Wirtsei. Bei wiederholten Aufsammlungen von Eiern von *P demodocus* auf Santo Antão konnte *T demodoci* nicht nachgewiesen werden.

Im Labor gelang es nicht, den monophagen Parasiten *T demodoci* auf anderen Wirtseiern als *P demodocus* zu ziehen. Angebotene

Eier von *S nonagrioides*, *C chalcites* und *L. boeticus* wurden nicht beachtet. Ebenso erging es Eiern von *H celerio*, außer wenn sie auf Zitronenblättern präsentiert wurden. In diesem Fall entwickelten die Weibchen rege Parasitierungsaktivität, doch konnten aus den Sphingiden-Eiern keine Parasiten erzielt werden.

Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß das Habitat des Wirtes sowohl für das Auffinden der Eier als auch als Stimulus für die Parasitierung entscheidend ist. Wahrscheinlich handelt es sich um chemische Reize, die in Form von Duftstoffen von *Citrus*-Bäumen ausgehen. Daneben scheinen auch physiologische Eigenschaften von Schmetterlingseiern das Wirtsspektrum einzuengen, wie die Beobachtungen an Eiern von *H. celerio* schließen lassen.

Vor der Parasitierung wurden die Wirtseier einer eingehenden Prüfung unterzogen, wobei die Weibchen ähnlich wie bei *T lutea* das Wirtsei bestiegen und mit den Antennen abtasteten. Vom Ablauf her erinnerte das Verhalten beim Auffinden und Prüfen eines Wirtseis an das von *Telenomus heliothidis* Ashmead (STRAND & VINSON 1983), doch bewegte sich *T demodoci* beim Trommeln mit den Antennen nicht im Kreise wie *T heliothidis*, sondern lief in unregelmäßiger Weise darauf hin und her. Nach der Prüfung stieg das Weibchen ab, brachte bei Eignung des Eis seinen Ovipositor auf die gleiche Art wie bei STRAND & VINSON (1983) beschrieben in Position (Farbtafel IIf) und stach das Ei an. Dabei blieben die mittleren und die vorderen Beine auf dem Substrat, während die Hinterbeine das Ei berührten. Nach Beendigung der Eiablage zog das Weibchen den Ovipositor heraus und rieb ihn an dessen Oberfläche, was von STRAND & VINSON (1983) als Markierung interpretiert wurde. Das gleiche Verhalten wurde von weiteren *Telenomus* spp. berichtet und seine Bedeutung bei der Unterscheidung parasitierter und nicht parasitierter Eier untersucht (RABB & BRADLEY 1970; BOSQUE & RABINOVICH 1979).

Die Länge des Zyklus von *T demodoci* betrug durchschnittlich

16,4   1,1 Tage mit einem Minimum von 15 und einem Maximum von 18 Tagen für beide Geschlechter (N = 85) Einige Tage vor dem Schlüpfen der Parasiten verfärbten sich die Wirtseier schwärzlich (Farbtafel IIg) Die Adulten schlüpften frühmorgens, meist vor 8.00 Uhr, alle aus einem Schlupfloch. Im Normalfall schlüpften ein Männchen und mehrere Weibchen aus einem Wirtsei. Vermutlich begattet dieses Männchen normalerweise die Weibchen seiner Brut sofort nach dem Schlüpfen, wie bei anderen Gregärparasiten beobachtet, doch fehlt hierfür wegen der schwach ausgeprägten Bereitschaft im Labor zu kopulieren der Beweis. Einige Beobachtungen zum Paarungsverhalten von *T demodoci* sind in Abschnitt 3.2.8 zusammengestellt.

Im Labor betrug der Mittelwert von Parasiten pro Wirtsei 4,5 (N = 19), im Feld 3,8 (N = 117). Der Weibchenüberschuß war im Labor stärker ausgeprägt (Geschlechterverhältnis = 1 ♂   2,5 ♀♀; N = 85) als im Feld (1 ♂   1,8 ♀♀; N = 1.199). Eine detaillierte Betrachtung des Geschlechterverhältnisses folgt in Abschnitt 4.2.7.

Die mittlere Lebensdauer der Männchen lag bei 20,7   5,9 Tagen (Maximum: 29 Tage; N = 40), die der Weibchen bei 21,9   8,1 Tagen (Maximum: 65 Tage; N = 82).

4.2.5 *Euplectrus* sp. (Hym.: Eulophidae)

Euplectrus sp. (Farbtafel Ie, f) ist einer der am häufigsten im Feld angetroffenen einheimischen Parasiten und scheint ein spezifischer Ektoparasit von Plusiinae zu sein. Zwar wurden meist nur einzelne parasitierte Raupen von *T ni*, *T orichalcea*, *C chalcites* und *C. acuta* in Kohl, Bohnen, Kartoffeln und Süßkartoffeln gefunden, doch erreichte die Parasitierung gelegentlich auch höhere Werte. Ein Beispiel dafür ist in Tab. 14 dargestellt, wo die Parasitierungswerte von *C chalcites* in einem Tomatenfeld in São Jorge über einen Zeitraum von acht Tagen zusammengefaßt sind.

Tab. 14: Parasitierung von Raupen von *Chrysodeixis chalcites* in einem Tomatenfeld in São Jorge (12. - 20. 10. 1982).

Datum	Anzahl gesammelter Raupen (L_2 - L_4)	Raupen mit *Euplectrus* sp.		Raupen mit *Cotesia marginiventris*		Gesamt-parasitierung	
		N	%	N	%	N	%
12.10.82	52	3	6	6	11	9	17
14.10.82	51	6	12	1	2	7	16
18.10.82	25	10	40	3	12	13	52
20.10.82	33	11	33	1	3	11*	33
Σ/Mittel	161	30	18	11	7	40*	25

*eine Raupe war multiparasitiert.

Da in der Aufsammlung die verschiedenen Larvenstadien des Wirts nicht getrennt erfaßt wurden, läßt sich keine geschätzte tatsächliche Parasitierungsrate ermitteln, und es sind nur die beobachteten Raten angegeben. Die Zahlen zeigen, daß *Euplectrus* sp. wirkungsvoller war als der importierte Endoparasit *C. marginiventris* und daß die Parasitierung von einem niedrigen Niveau innerhalb des Beobachtungszeitraums auf etwa ein Drittel der Raupen des zweiten bis vierten Stadiums stieg. Aus den gesammelten Raupen schlüpften insgesamt 180 adulte *Euplectrus* sp., was einem Mittel von sechs Parasiten pro Wirtsraupe gleichkommt; 88 % der Parasitenlarven entwickelten sich bis zur Imago.

Um die Jahreswende 1984/85 wurden von *Euplectrus* sp. parasitierte Raupen von *T orichalcea* in einem Luzernefeld in São Jorge gesammelt. Dieses Material wurde in erster Linie für eine Studie des Geschlechterverhältnisses von *Euplectrus* sp. im Freiland verwendet (siehe Abschnitt 4.2.7) In dieser Aufsammlung traten 20 Fälle von Multiparasitismus auf und zwar zweimal mit *C marginiventris*, zweimal mit *Aleiodes* sp. und sechzehnmal mit *D zonata*. Meistens starben die Larven von *Euplectrus* sp. ab, und die Endoparasiten verpuppten sich. *D zonata* entwickel-

te sich allerdings nur in fünf Fällen bis zur Imago. Ein Teil der Brut von *Euplectrus* sp. gelangte in zwei Fällen zur vollständigen Entwicklung. Sonst starben sie schon im Larvenstadium ab, woraus hervorgeht, daß die Endoparasiten gegenüber *Euplectrus* sp. im Vorteil waren.

Auch auf wilden Wirtspflanzen von Plusiinen-Raupen wurden von *Euplectrus* sp. parasitierte Individuen angetroffen, so auf *Plantago maior* L., *Solanum nigrum* L. und anderen mehr.

Im Labor gelang es nicht, *Euplectrus* sp. auf anderen Noctuiden als Plusiinae zu züchten. Da zunächst aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit vermutet wurde, es handele sich um *E laphygmae*, wurden mehr als 30 Raupen der Stadien zwei bis vier von *S littoralis* zur Parasitierung angeboten, die aber ebenso wie *H armigera* und ?*Metapioplasta insocia* (Walker) nicht mit Eiern belegt wurden.

Sehr selten nur wurden Raupen von *T ni* in einem fortgeschrittenen Stadium von Bakterioseerkrankung (*B. thuringiensis*) parasitiert. Wahrscheinlich hielt die Passivität dieser erkrankten Raupen *Euplectrus* sp. von der Eiablage ab. Dies stellt einen guten Schutz der Parasiten gegen nachteilige Wirkungen dar, die durch Parasitierung kranker Wirtsraupen entstehen könnten und ist einer der Gründe, warum Präparate von *B thuringiensis* im integrierten Pflanzenschutz gut mit *Euplectrus* sp. verträglich sind.

Im Labor, wo der Parasit ausschließlich auf *T ni* gezogen wurde, bevorzugten die Weibchen die Stadien zwei und drei ihres Wirtes, während sie das vierte Stadium nur selten parasitierten. Es wurde beobachtet, daß die Weibchen weniger Erfolg beim Angreifen dieser größeren und wehrhafteren Raupen hatten. Im Feld wurden die gleichen Stadien bevorzugt wie im Labor.

Vor der Eiablage fand eine Untersuchung des potentiellen Wirts statt. Dazu näherte sich das Weibchen langsam der Raupe, wobei es die Antennen auf- und abbewegte, und begann dann sehr behut-

sam den Körper der Raupe mit den Antennen zu betrommeln. In einem Fall wurde beobachtet, wie ein Weibchen sehr genau die Borsten des Wirtes abtastete, wobei es wohl eine geeignete Stelle zur Eiablage wählte. Oft wurden solche Untersuchungen durch Abwehrbewegungen der Raupe unterbrochen oder beendet.

Wenn das Weibchen die Untersuchung abgeschlossen hatte, sprang es plötzlich aus einer Position seitlich der Mitte des Wirts auf seinen Rücken, was sofort heftige Abwehrbewegungen auslöste. Oft genügte ein Schlagen mit dem Vorderkörper, um den Parasiten zu verjagen. Wenn das nichts nützte, wälzte sich die Raupe heftig am Boden hin und her, um den Parasiten abzustreifen, der in dieser Phase allerdings meist nicht mehr abzuschütteln war. Sogleich erfolgte die Lähmung der Wirtslarve, was bei dem heftigen Kampf nicht gut verfolgt werden konnte. NESER (1973) beobachtete einen Stich in das dritte Thorakalsegment, der die temporäre Lähmung des Wirts herbeiführte und vermutete, daß das Gift auf die Bewegungskoordination im Zentralnervensystem wirkt. Temporäre Lähmungen während der Eiablage wurden auch für *E. laphygmae* und *E parvulus* Ferrière nachgewiesen, während andere *Euplectrus* spp. ihre Wirte nicht lähmen (GERLING & LIMON 1976).

Nach erfolgter Lähmung wurde die Raupe ruhiger, aber nicht vollständig bewegungslos. Das Weibchen nützte diesen Zustand zur Eiablage aus, die in den meisten Fällen nur wenige Sekunden in Anspruch nahm. Daraufhin entfernte sich das Weibchen schnell, und die Raupe erholte sich bald, in einem Fall schon zwei bis drei Sekunden nach Beendigung der Eiablage. Es wurden auch Weibchen beim Parasitieren heftig zappelnder Raupen gesehen, wobei unklar blieb, ob diese Raupen nicht angestochen worden waren, oder ob das Gift keine Wirkung zeigte.

Oft versuchten die Raupen, sich mit Hilfe ihrer Mandibeln von den Parasiteneiern zu befreien. Dies gelang ihnen nur, wenn die Eier sich auf den hinteren Segmenten befanden. Doch selbst wenn es ihnen gelang, alle Eier zu entfernen, war ihr Tod unausweichlich, denn ein entwicklungshemmender Faktor machte

weitere Häutungen unmöglich. Alle Raupen, denen es gelungen war, sich der Parasiteneier zu entledigen, starben sechs bis elf Tage nach der Parasitierung (N = 4), ohne noch eine Häutung durchführen zu können. Daneben wurden bei sechs Raupen die Eier gleich nach der Parasitierung entfernt und bei weiteren 14 am folgenden Tag. Alle diese Raupen starben drei bis neun Tage später. Einige von ihnen nahmen noch reichlich Nahrung auf und wuchsen beträchtlich, doch eine Häutung fand bei keiner mehr statt. Diese Beobachtungen decken sich mit denen von NESER (1973) und GERLING & LIMON (1976) und bestätigen die Annahme der letzteren Autoren, daß der entwicklungshemmende und den Tod der Wirtsraupen auslösende Faktor nicht etwa über den Pedicellus von den Parasiteneiern oder von den Larven ausging, sondern von den Parsitenweibchen injiziert worden war. SHAW (1980) führt solche Enwicklungshemmungen auf endokrine Beeinflussungen der Wirte zurück und vermutet, daß in manchen Fällen in Hymenopteren-Giften enthaltene Viren die auslösenden Faktoren sind.

Die Parasitenweibchen suchten sich bevorzugt Stellen des Wirtskörpers zum Angriff aus, wo sie dem Zugriff der Mandibeln nicht so stark ausgesetzt waren, d.h. vor allem den vorderen Abdominalbereich. Die Eiablage erfolgte dann etwa an der gleichen Stelle. In Tab. 15 ist die Verteilung der Parasiteneier auf dem Körper der Raupen dargestellt.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die Dorsalseite der ersten drei Abdominalsegmente stark bevorzugt wurde. Allein hier befanden sich 58 % aller abgelegten Eier. Auf die hintere Hälfte des Abdomens (Segmente 6 - 10), wo die Raupen die Eier leicht mit den Mandibeln entfernen können, wurde insgesamt nur 1 % aller Eier gelegt. Auch auf den Thorakalsegmenten fand sich nur eine geringe Zahl (2,9 %), vielleicht, weil die Weibchen diese Stelle wegen der Nähe zu den Mandibeln der Raupe mieden. Auffällig ist, daß die ganze Ventralseite extrem wenig belegt

Tab. 15: Verteilung der Eier von *Euplectrus* sp. auf dem Körper des Wirts *Trichoplusia ni* im Labor.

	thorakale Segmente			abdominale Segmente												
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Summe	%
dorsal	1	5	19	215	395	202	50	28	0	1	2	1	0	919	65,5
dorso-lateral	0	3	0	79	104	64	26	11	4	0	0	0	0	290	20,7
lateral	1	2	5	29	65	25	15	8	2	1	2	1	1	158	11,3
ventro-lateral	0	0	0	4	2	0	5	0	0	0	0	0	0	11	0,8
ventral	0	2	2	10	7	2	0	0	0	0	0	0	0	23	1,6
Summe	2	12	26	337	573	293	96	47	6	2	4	2	1	1401	
%	0,1	0,9	1,9	24,1	40,9	20,9	6,9	3,3	0,4	0,1	0,3	0,1	0,1		

wurde (1,6 % der Eier). Wenn man berücksichtigt, daß die Wirtsraupen nur temporär paralysiert werden und im allgemeinen erst ein bis zwei Tage nach dem Schlüpfen der Parasitenlarven aufhören zu fressen und herumzukriechen, ist es einleuchtend, daß die am Ort des Schlüpfens verbleibenden Parasitenlarven auf der Ventralseite sehr viel leichter abgestreift werden können als auf der Dorsalseite. Insofern besteht ein Selektionsdruck zur Eiablage im dorsalen Bereich des Wirtskörpers. Eine ähnliche Aufstellung bei NESER (1973) zeigt eine vergleichbare Verteilung der abgelegten Parasiteneier, nur ist in vorliegender Untersuchung die Bevorzugung der Dorsalseite noch ausgeprägter als in der Studie von NESER.

Die Anzahl der von *Euplectrus* sp. auf einem Wirt abgelegten Eier hing in erster Linie von dessen Größe ab. So wurden Raupen des zweiten Stadiums durchschnittlich mit 4,7 2,0 Eiern belegt (N = 140) und Raupen des dritten Stadiums mit 6,2 3,0 Eiern (N = 210) Für das vierte Stadium liegen nur acht Beobachtungen vor mit einem Mittel von 7,3 1,9 Eiern. Diese Werte sind im Durchschnitt höher als die von NESER (1973) auf dem Wirt *C acuta* angegebenen. Auf Raupen des zweiten Stadiums

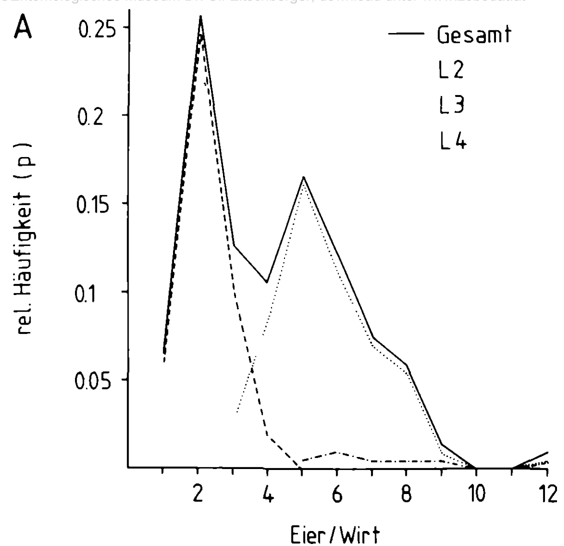
starben viele Parasiten ab, vielleicht infolge Superparasitismus, doch konnten sich unter günstigen Voraussetzungen mehr als zehn Parasiten auf Raupen des zweiten und dritten Stadiums entwickeln, die dann beträchtlich verkleinert waren im Vergleich zu Parasiten, die über ein größeres Nahrungsangebot verfügten. Für die Laborzucht erwies sich das dritte Raupenstadium als das optimale.

Im Freiland lag die durchschnittliche Zahl der auf das zweite Stadium von *T orichalcea* abgelegten Eier mit 2,2   0,7 (N = 85) deutlich niedriger als in der Laborzucht auf *T ni*; bei den Stadien drei und vier lag sie mit 5,6   1,7 (N = 107) bzw. 7,6   2,2 (N = 7) in der gleichen Größenordnung. In Abb. 13 ist die relative Häufigkeit der einzelnen Brutgrößen auf den verschiedenen Wirtsstadien in Feld und Labor grafisch dargestellt.

Aus den Kurven geht hervor, daß im Labor die Zahlen abgelegter Eier stärker streuen als im Feld, was zur Folge hat, daß die Resultierende, die beim Feldmaterial deutlich die Maxima des zweiten und dritten Wirtsstadiums erkennen läßt, in der Laborzucht zu einer schiefen Verteilung ohne herausragende Spitzen wird. Hierin zeichnet sich der Einfluß der Laborhaltung insbesondere durch die ständige Verfügbarkeit der gleichen Wirte auf das Eiablageverhalten der Parasitenweibchen ab, die zum einen mehr Eier auf Raupen des zweiten Stadiums legten, wenn diese über längere Zeit in geringer Anzahl angeboten wurden und zum anderen auch mehr Raupen des dritten Stadiums mit wenigen (1 - 3) Eiern belegten.

Vor Beginn der Eiablage durchliefen die Weibchen eine Präovipositionsperiode, die im Mittel 3,3   1,3 Tage dauerte (Minimum: 2, Maximum: 6 Tage; N = 21).

Im Labor parasitierte *Euplectrus* sp. durchschnittlich im Laufe seines Lebens 7,4   4,8 Raupen des dritten Stadiums (Höchstwert: 18), auf die im Mittel insgesamt 42,1   25,5 Eier gelegt wurden (Höchstwert: 116; N = 20) Keines der Weibchen legte länger als 18 Tage lang Eier ab. Die Anzahl parasitierter



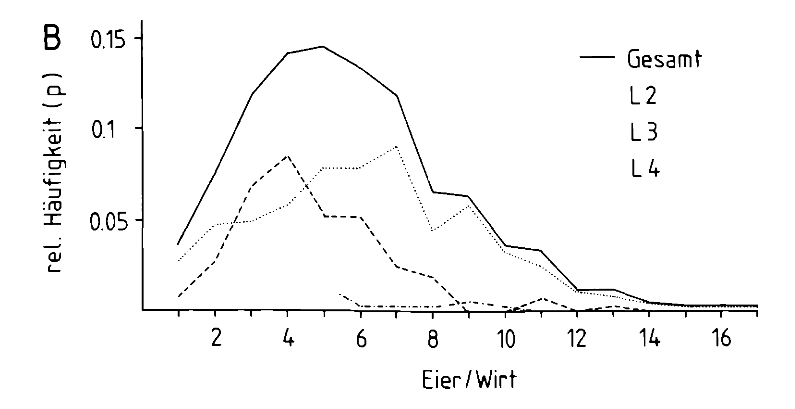


Abb. 13: Relative Häufigkeit der Brutgrößen von *Euplectrus* sp. auf den einzelnen Wirtsstadien
A im Freiland auf *Trichoplusia orichalcea* (São Jorge, Luzerne, 23. 12. 1984 - 2. 1. 1985; N = 199)
B in der Laborzucht auf *Trichoplusia ni* (N = 365)

Raupen sowie die Anzahl abgelegter Eier war am ersten Tag der Eiablage am höchsten (Maximum: 19 Eier auf zwei Raupen) und sank dann kontinuierlich. Ebenso sank mit der Zeit der Durchschnitt der Parasiteneier pro Wirtsraupe (Abb. 14)

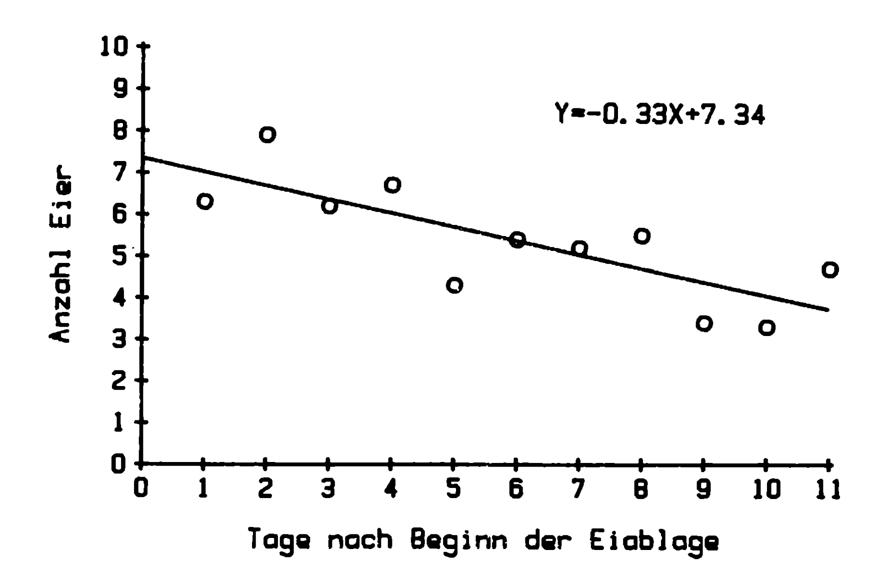


Abb. 14: Mittel der täglich von *Euplectrus* sp. auf Raupen von *Trichoplusia ni* (3. Stadium) abgelegten Eier (N = 20)

Nach elf Tagen hatten 17 der 20 Weibchen schon aufgehört, Eier abzulegen. Nach NESER (1973) nahmen die Weibchen von *Euplectrus* sp. nach Ablage von wenigstens zehn Eiern Wirtshämolymphe auf, die als Proteinquelle für die Oogenese dient. In vorliegender Untersuchung konnte allerdings niemals ein Weibchen bei der Aufnahme von Hämolymphe beobachtet werden, und so bleibt es offen, ob die in der Larvalzeit aufgenommene Proteinmenge in diesem Fall für das ganze Leben der Imago ausreichte.

NESER (1973) gibt eine sehr detaillierte Schilderung des Zyklus von *Euplectrus* sp. mit einer genauen Beschreibung der einzelnen Stadien, die sich weitgehend mit den Beobachtungen in vorliegender Studie deckt, so daß hier nur das wichtigste zusammengefaßt werden soll. Die mit einem Pedicellus im Integument des Wirtes verankerten Parasiteneier waren unmittelbar nach der Ablage weißlich und verfärbten sich nach einem Tag grau. Nach zwei Tagen riß das Ei longitudinal auf, und die Larve schlüpfte, wobei sie sich sogleich an Ort und Stelle verankerte, so daß das Chorion und die Exuvien der nachfolgenden Häutungen unter ihr verblieben. Die Larve blieb an dieser Stelle bis zu ihrer Verpuppung fixiert. Bei vorzeitigem Verlust des Kontakts zum Wirt gelang es ihr niemals, sich wieder anzuheften und sie ging unweigerlich zugrunde. Ein bis zwei Tage nach dem Schlüpfen der Parasiten stellte sich bei den vorher noch aktiven Wirtsraupen ein Fraßstopp ein, und sie hörten auf herumzukriechen. Ihre Farbe wurde zusehends blasser und wechselte vom typischen Grün der Plusiinen-Raupen zu einem hellen Gelb oder Beige. Wenn die Parasitenlarven schließlich die Nahrungsaufnahme beendeten, wurde das Integument der innen völlig aufgezehrten Raupe dunkelbraun. Vor der Verpuppung begaben sich die Parasitenlarven unter den Kadaver des Wirtes, in dessen Schutz sie sich in einen leichten Kokon einspannen. Die Puppen waren stets perpendikulär und mit der Ventralseite zum Wirt hin orientiert, wobei sich die Männchen schon in diesem Stadium aufgrund ihrer geringen Größe leicht von den Weibchen unterscheiden ließen. Je nach Nahrungsangebot, d.h. der Brutgröße im Verhältnis zur Größe des Wirtes, variierte die Größe der Puppen sowie der Imagines der einzelnen Bruten beträchtlich.

In der Dauer des Zyklus gab es keine Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen, und auch das Stadium des Wirtes hatte keinen Einfluß auf die Entwicklungsdauer. Von der Parasitierung bis zum Schlüpfen der Imagines vergingen im Mittel 11,5 0,5 Tage (mindestens 10, höchstens 13 Tage; N = 161) Das Eistadium dauerte stets zwei Tage und das Larvenstadium 3,4 0,5 Tage

(mindestens 3, höchstens 5 Tage; N = 161). Von Beginn des Einspinnens bis zum Schlüpfen der Imagines vergingen 6,1 0,5 Tage (mindestens 5, höchstens 7 Tage; N = 161), wovon das Spinnen des Kokons ein bis zwei Tage in Anspruch nahm und der Rest der Zeit auf die Puppenruhe fiel.

Die Männchen schlüpften morgens kurz vor den Weibchen. Meist entwickelten sich ein Männchen und mehrere Weibchen auf einem Wirt. Im Labor begattete ein Männchen eine Reihe von Weibchen, doch wurden nicht alle Weibchen von den Männchen der gleichen Brut begattet. Auf dem Feld scheint die Begattung allerdings vollständig zu sein, denn es wurden nur sehr selten Bruten dieses arrhenotoken Parasiten gefunden, die ausschließlich Männchen enthielten. Detailliertere Beobachtungen zum Paarungsverhalten und zum Geschlechterverhältnis folgen in den Abschnitten 4.2.8 und 4.2.7.

Die Männchen lebten im Durchschnitt 18,5 16,9 Tage (Maximum: 50 Tage; N = 46) und die Weibchen 12,6 11,2 Tage (Maximum: 39 Tage; N = 69) Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen könnte im Paarungsverhalten zu suchen sein, denn zumindest im Labor begatteten die Männchen nicht sogleich die Weibchen nach dem Schlüpfen. Wenn es sich im Feld genauso verhält, müssen die zahlenmäßig unterlegenen Männchen länger leben als die Weibchen um eine vollständige Begattung zu gewährleisten. Die Werte der Lebensdauer beider Geschlechter wurden möglicherweise auch durch die Infektion der Wirtszucht mit *B thuringiensis* beeinflußt, denn viele adulte *Euplectrus* sp. starben vor Ablauf einer Woche, was darauf schließen läßt, daß sie während der Larvalzeit infolge der Krankheit der Wirtsraupen keinen optimalen Entwicklungsbedingungen ausgesetzt waren.

4.2.6 *Goniozus* sp. (Hym.: Bethylidae)

Polyphage Ektoparasiten der Gattung *Goniozus* sind auf Santiago im Feld weit verbreitet, traten aber nie in großen Mengen auf. Sie wurden auf folgenden Mikrolepidopteren-Raupen gefunden, denen allen eine verborgene Lebensweise gemeinsam ist:

TORTRICIDAE:

Cryptophlebia leucotreta Meyrick
Olethreutes wahlbergiana Zeller
Strepsicrates rhotia Meyrick

PYRALIDAE:

Etiella zinckenella (Treitschke)
Lamprosema indicata (Fabricius)
Phycita ?eremica Amsel

Eine noch nicht bis zur Art bestimmte *Goniozus* sp. von *S rhotia* (Farbtafeln Ig und III) wurde in dieser Arbeit untersucht. Wegen ihrer Ähnlichkeit mit anderen *Goniozus* spp. kann hier keine definitive Liste ihrer Wirte im Feld gegeben werden. Im Labor parasitierte sie die sechs oben erwähnten Arten sowie die Pyralide *H. recurvalis* und die beiden Gelechiiden *B convolvuli* und *P. gossypiella*.

Im Labor wurden gelegentlich auch Raupen von *S. littoralis* belegt, doch wurde dieser Wirt nur sehr ungern angenommen. Niemals entwickelte sich auf dieser Art Nachwuchs, da die Parasitenlarven nicht schlüpften, und die Eier schließlich vertrockneten. *P xylostella*, verschiedene Plusiinae und *P demodocus* wurden von den Weibchen überhaupt nicht beachtet, auch nicht, wenn lange Zeit keine anderen Raupen angeboten wurden.

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen zeigten die Weibchen keinerlei Interesse für Wirtsraupen, doch dann begannen sie, Raupen zu lähmen und deren Hämolymphe aufzunehmen, legten jedoch zunächst noch keine Eier. Eine gewisse Anzahl Eier konnte auch ohne Aufnahme von Wirtsprotein produziert werden, wie sich anhand von Weibchen herausstellte, die nur mit Honig ernährt wurden und zur gleichen Zeit mit der Eiablage begannen wie Weibchen, die Gelegenheit zur Aufnahme von Wirtshämolymphe hatten. Zur Produktion einer größeren Zahl von Eiern ist diese Proteinquelle jedoch unerläßlich. Die Präovipositionsperiode war bei dieser Art mit 8,7 ± 3,9 Tagen im Durchschnitt ziemlich

lang (Minimum: 3, Maximum: 16 Tage; N = 13).

Nach Abschluß der Eireife begannen die Weibchen nach Raupen zur Parasitierung zu suchen. *Goniozus* sp. erwies sich dabei stark auf das Wirtshabitat spezialisiert. Die Wirte dieser Art spinnen oder wickeln entweder Blätter zusammen (*O wahlbergiana*, *S rhotia*, *L. indicata*, *P ?eremica*) oder fressen im Innern von Früchten, etc. (*C leucotreta*, *E. zinckenella*). Infolgedessen haben die Parasiten einen starken Trieb, in enge Ritzen einzudringen, woran sie durch ihren abgeflachten Körperbau und ihre kräftigen Beine (Farbtafel IIIb) morphologisch hervorragend angepaßt sind. Dieses Verhalten hatte zur Folge, daß die Tiere im Labor leicht aus nicht dicht verschlossenen Käfigen flohen, wie schon BENNETT (1960) bei *Perisierola* sp. feststellte. Diese Lebensweise wird von den meisten Mitgliedern der Familie geteilt (CLAUSEN 1940). Normalerweise suchten die Parasiten auch im Labor ihre Wirte in zusammengesponnenen Blättern, Ritzen, u.ä., doch wurden auch ungeschützt angetroffene Wirte akzeptiert und gelähmt. In diesem Fall packten die Weibchen die gelähmten Raupen mit den Mandibeln an deren Antennen und zogen sie auf der Suche nach einem Versteck rückwärts gehend durch den Käfig. Ähnliches Verhalten von Bethyliden wurde wiederholt berichtet (GORDH 1976).

Der Lähmung ging eine Untersuchung der Raupe voran, die wenige Minuten bis zwei Tage in Anspruch nahm. Während dieser Untersuchung liefen die Parasitenweibchen wiederholt auf dem Rücken der Raupen herum. Diese gewöhnten sich offensichtlich daran und zeigten bald keinerlei Flucht- oder Abwehrraktionen mehr. Die Pausen bei den Untersuchungen verbrachten die Weibchen oft stundenlang bewegungslos auf den Raupen sitzend.

Die Lähmung fand auf eine charakteristische Weise statt, wobei das Weibchen sich unmittelbar hinter den Kopf der Raupe anklammerte, das Abdomen nach unten bog und die Raupe in der Gegend des Subösophagalganglions anstach (Farbtafel IIIc). Meist erfolgte die Lähmung in einer seitlichen Position, gelegentlich bog das Weibchen das Abdomen aber auch direkt über den Kopf der

Raupe hinweg nach unten, wobei es sich allerdings der Gefahr aussetzte, von den Mandibeln des Wirts verletzt zu werden. Während dieses Vorgangs wehrte sich die Raupe heftig, doch setzte die Giftwirkung schnell ein und die Raupe wurde bewegungslos. Diese Lähmung war irreversibel, was nicht bei allen Bethyliden der Fall ist (GORDH & EVANS 1976) Es ist bemerkenswert, daß der Stich von *Euplectrus* sp., der eine reversible Lähmung bewirkt, offenbar auf den Thorakalbereich gerichtet wurde, während der Stich von *Goniozus* sp. auf das Subösophagalganglion zielte. PIEK, VISSER & VEENENDAAL (1984) wiesen auf die Beeinflussung dieses Ganglions bei irreversiblen Wirkungen von Hymenopteren-Giften auf Wirte hin. Befunde, daß Spheciden in die Richtung der Ganglien ihrer Wirte stechen (PIEK et al. 1983), lassen die Deutung zu, daß die Gifte von Arten dieser Familie auf das Zentralnervensystem ihrer Wirte wirken. Bei *Goniozus* sp. liegt eine solche Vermutung ebenfalls nahe, doch liegen bisher nur sehr wenige Arbeiten über Wirkungsmechanismen lähmender Gifte parasitischer Hymenopteren auf ihre Wirte vor, so daß sich diese Vermutung nicht belegen läßt.

Die gelähmten Wirte waren zu keiner gerichteten Ortsbewegung mehr fähig, doch konnten manche anderen Bewegungen noch durchgeführt werden. Die meisten gelähmten Raupen bewegten noch ihre Beine, doch fehlte dabei jegliche Koordination. Gewisse Bewegungsmuster, vor allem Verteidigungsreaktionen, blieben von der Lähmung unbeeinflußt. Besonders Raupen von *B. convolvuli* zappelten bei Störung noch genauso stark wie nicht gelähmte, aber auch alle anderen Arten zeigten bei Berührung noch ähnliche Reflexe in mehr oder weniger starkem Umfang. Gelähmte *L. indicata*, die auf den Rücken gelegt wurden, drehten sich behende um und wehrten auch prädatorische Hemipteren durch gezielte Schläge mit dem Vorderleib ab. Die Raupen gaben noch eine Zeitlang Kot ab, oft in einer stark verflüssigten Form, nahmen jedoch vom Zeitpunkt der Lähmung an keinerlei Nahrung mehr auf. Sie führten auch keine Häutung mehr durch, was auf einen entwicklungshemmenden Faktor wie bei *Euplectrus* sp. hinweist. Aufgrund dieser Häutungshemmung können die ektoparasitischen Larven beider Arten vom Wirt nicht einfach

mit der alten Haut abgestreift werden.

Nach einer weiteren Wartezeit, während der das Weibchen die Untersuchung der Wirtsraupe fortsetzte, indem es auf ihr herumlief und sie mit den Mundwerkzeugen abtastete, begann *Goniozus* sp. mit der Eiablage. Diese Untersuchung diente offensichtlich dazu, zu prüfen, ob die Lähmung ausreichend war, denn wenn die Wirtsraupe sich nicht ruhig verhielt, wurde sie noch einmal angestochen. Meistens wurden die Eier am Tag der Lähmung (8 mal beobachtet) oder am folgenden Tag (8 mal) abgelegt; es konnten aber auch zwei (4 mal) oder drei Tage (2 mal) zwischen der Lähmung und der Eiablage verstreichen. Solche langen Intervalle zwischen Lähmung und Eiablage sind charakteristisch für viele Bethyliden (BENNETT 1960; GORDH 1976; GORDH & EVANS 1976). Manchmal wurden auch mehrere Raupen gleichzeitig gelähmt und nacheinander belegt. Die Weibchen legten während des ganzen Tags Eier ab, bevorzugten jedoch die Nachmittagsstunden, was REMADEVI et al. (1978) bei *Perisierola nephantidis* Muesebeck ebenfalls beobachteten. Die Eiablage konnte bis zu zwei Tage in Anspruch nehmen. Die Beschreibung dieses Vorgangs durch REMADEVI et al. (1978) trifft auch auf *Goniozus* sp. zu, wobei hinzuzufügen ist, daß der Ovipositor sehr kräftig auf den Körper des Wirtes gepreßt wurde, der sich unter dem Druck stark verformte. In seltenen Fällen wurden Eier von den Weibchen wieder aufgefressen und derselbe Wirt nochmals belegt. Der Sinn dieses Verhaltens ist unklar.

Die Eier wurden angeklebt, so daß sie kaum vom Wirt zu lösen waren, ohne ihn zu verletzen. Ein Ankleben der Eier wurde schon von CUSHMAN im Jahre 1917 beschrieben (in CUSHMAN & GORDH 1976) und kommt häufig in der Familie vor. Die Eier wurden in longitudinaler Ausrichtung am Wirtskörper befestigt (Abb. 15), wie es nach der Auffassung von GORDH & EVANS (1976) für die Gattung *Parasierola* charakteristisch sein soll im Gegensatz zur Gattung *Goniozus*, wo sich die Eier im allgemeinen in transversaler Orientierung an den Segmentgrenzen finden. Die Position der Eier spiegelt bei *Goniozus* sp. in keiner Weise die Reihenfolge bei der Ablage wider.

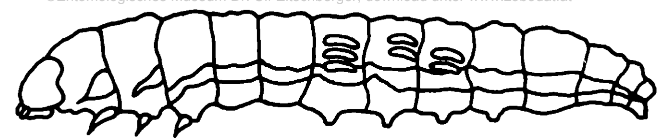


Abb. 15: Schematische Darstellung der Orientierung der Eier von *Goniozus* sp. am Wirtskörper (*Pectinophora gossypiella*).

Goniozus sp. zog bei der Eiablage die Abdominalsegmente zwei bis fünf, d.h. die Körpermitte seiner Wirte vor. Im dorsalen bis lateralen Bereich dieser vier Segmente fanden sich 83 % aller abgelegten Eier (Tab. 16).

Gegenüber *Euplectrus* sp. ist der bevorzugte Eiablageort um etwa zwei Segmente nach hinten und in den dorsolateralen Bereich verschoben, was in Zusammenhang damit gesehen werden kann, daß die Wirte von *Goniozus* sp. nie Versuche unternahmen, die Eier mit den Mandibeln zu entfernen. Dies ist sicher eine Folge der durch die Lähmung hervorgerufenen allgemeinen Passivität.

Nach der Eiablage blieben die Weibchen meistens bei den parasitierten Raupen, bis die Parasitenlarven herangewachsen waren, den Wirt verließen und begannen, sich einzuspinnen. Den größten Teil der Zeit über blieben die Weibchen unbeweglich bei der Brut sitzen, gelegentlich examinierten sie ihren Nachwuchs mit den Mandibeln und Antennen. Seltener wurden Akte echter Brutpflege wie z.B. Ablecken beobachtet. Ähnliches Verhalten, d.h. Verharren bei der Brut mit und ohne Pflege, wird von CLAUSEN (1940), BENNETT (1960), KÜHNE & BECKER (1974) und GIRLING (1979) geschildert, doch gibt es auch Arten, die sich nach der Eiablage nicht mehr um ihren Nachwuchs kümmern, wie z.B. *Goniozus legneri* Gordh (GORDH, WOOLLEY & MEDVED 1983).

Tab. 16: Verteilung der Eier von *Goniozus* auf dem Körper von verschiedenen Arten von Mikrolepidopteren im Labor.

	thorakale Segmente			abdominale Segmente											
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Summe	%
dorsal	0	1	2	0	10	24	24	20	1	1	0	0	0	83	19,5
dorso-lateral	0	1	1	1	18	47	59	36	6	0	0	0	0	169	39,8
lateral	0	4	2	3	10	35	41	29	17	3	0	0	0	144	33,9
ventro-lateral	0	1	0	2	1	7	9	5	0	0	0	0	0	25	5,9
ventral	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	4	0,9
Summe	0	7	5	6	40	114	135	90	24	4	0	0	0	425	
%	0	1,6	1,2	1,4	9,4	26,8	31,8	21,2	5,6	0,9	0	0	0		

Ob bei *Goniozus* sp. Brutverteidigung vorkommt, konnte nicht bewiesen werden. Einmal wurde beobachtet, wie ein Weibchen ein sich der Brut näherndes Männchen nach einem heftigen Kampf vertrieb. Die Anwesenheit von Prädatoren wie Ameisen oder kleinen Spinnen löste keine Verteidigungshandlungen aus; allerdings interessierten sich diese Prädatoren auch in keinem Fall für die Brut von *Goniozus* sp.

Zwar kann sich die Brut von *Goniozus* sp. und anderen Bethyliden auch ohne die Anwesenheit des Muttertiers entwickeln, doch scheint sie für den Nachwuchs durchaus von Vorteil. So konnte VAN HARTEN bei der auf den Kapverden eingeführten *Parasierola* sp. beobachten, daß der Aufzuchterfolg bei Anwesenheit des Muttertieres größer war als bei Abwesenheit (pers. Mitteilung). Wenn die Assistenz der Mutter fehlte, wurden oft fehlerhafte Kokons gesponnen und die betreffenden Larven gingen ein. Welcher Art diese Assistenz ist, konnte allerdings nicht beobachtet werden. Sicherlich liegen im Verhalten von *Goniozus* sp. und anderen Bethyliden Wurzeln komplexer Formen von Brutfürsorge, Brutpflege und Brutverteidigung solitärer und sozialer Hymenopteren. Vom Verfrachten einer paralysierten Raupe durch *Gonio-*

zus sp. an einen sicheren Ort führt ein direkter Weg zu den Formen der Brutfürsorge bei Chrysididen, Eumeniden, Spheciden, u.a. Die vielfältigen Aktivitäten wie Füttern, Säubern, usw., die das Gedeihen der Brut sozialer Hymenopteren sichern, haben ebenfalls ihren Ursprung in einfachen Handlungen wie z.B. dem Ablecken des Nachwuchses.

Das oben beschriebene Verhalten von *Goniozus* sp. bestimmte den Rhythmus der Eiablage. Da wenigstens fünf Tage zwischen der Lähmung und dem Verlassen der Brut vergingen, parasitierten die Weibchen normalerweise nur in Intervallen von fünf oder mehr Tagen. Wurden die Wirtsraupen jedoch sogleich nach der Parasitierung entfernt und neue angeboten, parasitierten die Weibchen täglich oder jeden zweiten Tag. Unter diesen Umständen legten die Weibchen meistens nur ein bis drei Eier auf jeden Wirt, d.h. die Eireife ist auf den beschriebenen Rhythmus eingestellt. Die Eiablageaktivität der Weibchen erstreckte sich über etwa einen Monat. Die Höchstzahl der von einem Weibchen parasitierten Raupen betrug 17, auf die insgesamt 78 Eier abgelegt wurden.

Die Anzahl der auf eine Wirtsraupe abgelegten Eier hing in erster Linie von der Größe des Wirts ab. Da *Goniozus* sp. im Labor auf Raupen verschiedener Arten und Entwicklungsstadien gezüchtet wurde, konnten für die einzelnen Wirte nicht genügend Daten zu einer genauen Studie gesammelt werden. Tab. 17 gibt anhand von drei Beispielen einen Eindruck der Tendenzen bei der Eiablage.

Tab. 17: Anzahl der von *Goniozus* sp. auf verschiedene Wirte abgelegten Eier.

Wirt	*S. rhotia*		*L. indicata*		*O. wahlbergiana*	
Größe	mittel	groß	mittel	groß	mittel	groß
N	7	14	7	28	9	18
ϕ Eier	2,0	2,7	2,7	5,0	1,7	5,2
Minimum	1	1	1	1	1	2
Maximum	5	5	4	11	3	9

Auf Altlarven des relativ kleinen Wirts *S. rhotia* wurden demzufolge durchschnittlich nur etwa halbsoviele Eier gelegt wie auf Altlarven der größeren Wirte *L. indicata* und *O. wahlbergiana*. Die sehr kleinen Raupen von *B. convolvuli* wurden normalerweise nur mit zwei Eiern belegt, während auf großen und dicken Raupen wie *C. leucotreta*, *P gossypiella* und *E. zinckenella* das Mittel bei sieben bis acht Eiern lag. Eine Abhängigkeit der Anzahl abgelegter Eier von der Größe der Wirte wurde bei Bethyliden in umfangreichen Studien belegt (KISHITANI 1961; KÜHNE & BECKER 1974; GORDH, WOOLLEY & MEDVED 1983).

Eine bildliche Darstellung des Entwicklungszyklus von *Goniozus* sp. ist in Farbtafel IIId - i enthalten. Die länglichen Eier benötigten 2,1 0,3 Tage bis zum Schlüpfen der Larven (N = 192), während das Larvenstadium 3,2 ± 0,7 Tage (mindestens zwei, höchstens fünf Tage; N = 192) in Anspruch nahm. Die Larven hefteten sich am Ort des Schlüpfens mit ihren Mandibeln fest. Sie waren schwer vom Wirt zu lösen, doch wenn sie einmal den Kontakt verloren hatten, gelang es ihnen nicht sich

wieder anzuheften. Das glänzende Integument der Larven ließ die Tracheen durchschimmern, wie es von CUSHMAN gezeichnet wurde (CUSHMAN & GORDH 1976). Ein Teil der Larven wies weißliche Sekretgranulate auf. Die Färbung der Parasitenlarven sowie der Kokons wurde vom Futter, d.h. vom Wirt beeinflußt und war sehr variabel (Tab. 18). Die Larven einer Brut waren meist gleich oder ähnlich gefärbt. *E. zinckenella* wechselt als Altlarve die Farbe von grün nach purpurrot. In dieser Phase konnten gleichzeitig grüne und rote Parasitenlarven auftreten.

Tab. 18: Färbung der Larven und Kokons von *Goniozus* sp. auf verschiedenen Wirten im Labor.

Wirt	Färbung der Parasitenlarven	Färbung der Kokons
S. rhotia	grün	weiß
O. wahlbergiana	grün, gelb bis orange	weiß, bräunlich
C. leucotreta	gelblich bis rötlich	weiß, bräunlich
L. indicata	grün, gelb, bräunlich (manchmal mit Sekreteinlagerungen)	weiß, hell bräunlich
E. zinckenella	grün, später rot	bräunlich
H. recurvalis	gelb bis bräunlich	weiß, bräunlich
B. convolvuli	gelblich	weiß
P gossypiella	rötlich	bräunlich bis rötlich

Der Bau des Kokons nahm ein bis zwei Tage in Anspruch. Die Färbung des Kokons war innerhalb einer Brut gleich mit einer Ausnahme auf *L. indicata*, wo eine Larve einen weißen und eine zweite einen bräunlichen Kokon spann. Vom Spinnen des Kokons an bis zum Schlüpfen der Imagines aus der Puppenhülle vergingen 11,5 1,2 Tage (mindestens 10, höchstens 15 Tage; N = 192). Somit betrug die Gesamtdauer des Zyklus 16,8 ± 1,3 Tage (mindestens 15, höchstens 21 Tage; N = 192). Die Männchen verließen ihre Kokons sofort am frühen Morgen, bissen die Kokons der Weibchen auf, drangen in diese ein und begatteten die Weibchen

darin. In der Regel entwickelten sich pro Brut ein Männchen und mehrere Weibchen, die dann der Reihe nach auf die beschriebene Weise begattet wurden. Näheres zum Geschlechterverhältnis und zum Sexualverhalten findet sich in den Abschnitten 4.2.7 und 4.2.8. Oft blieben die Weibchen noch nach der Begattung in den Kokons, manchmal mehrere (bis zu 4) Tage. Auch nach dem Schlüpfen kehrten die Tiere gelegentlich noch in die eigenen oder in fremde Kokons zurück.

Bei ca. 30 Weibchen verschiedener Herkunft wurden Untersuchungen zur Parthenogenese durchgeführt. Während der größte Teil sich als arrhenotok erwies, wie es das Geschlechterverhältnis in der Zucht erwarten ließ, waren vier Weibchen, die alle von einem Muttertier abstammten, amphitok. Da die Weibchen von *Goniozus* sp. nach den Befunden der Laboruntersuchung das Geschlecht ihres Nachwuchses der Brutgröße anpassen konnten (siehe Abschnitt 4.2.7), muß Arrhenotokie die Regel und Amphitokie eine seltene Ausnahme sein. CLAUSEN (1940) berichtet ebenfalls über widersprüchliche Ergebnisse innerhalb einer Art in Bezug auf parthenogenetische Fortpflanzung und führt dies auf verschiedene biologische Rassen zurück. In vorliegender Studie spricht allerdings nichts für eine solche Annahme, und es scheint sich um eine spontane Aberration gehandelt zu haben.

Die Lebensdauer der Imagines war im Labor mit 33,3   20,0 Tagen bei den Männchen (Maximum: 82 Tage; N = 17) und 45,7 ± 30,4 Tagen bei den Weibchen (Maximum: 96 Tage; N = 29) recht lang.

4.2.7 Anmerkungen zu den Geschlechterverhältnissen einiger parasitischer Hymenopteren

Normalerweise befindet sich das Verhältnis von Männchen und Weibchen einer Tierart in anäherndem Gleichgewicht (HAMILTON 1967), so in vielen Fällen auch bei solitären parasitischen Hymenopteren wie *Apanteles* spp. und *H. truncatoides* oder bei Parasiten, die nur gelegentlich mehr als ein Ei auf einen Wirt legen wie z.B. *S. bitinctus*. Bei solchen Arten vollzieht sich

die Begattung in der Regel zwischen nicht verwandten Individuen, d.h. das Zusammentreffen der Geschlechter bleibt weitgehend dem Zufall überlassen.

Gregäre Parasiten sind bei der Partnerfindung und somit auch der Begattung nicht auf den Zufall angewiesen, sondern können sich die Tatsache zunutze machen, daß die Geschlechter schon gemeinsam schlüpfen und Inzucht praktizieren. Dies ermöglicht eine Einsparung an Männchen und eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Weibchen und infolgedessen eine Erhöhung des Vermehrungspotentials. Der Vorteil erhöht sich, wenn das Geschlechterverhältnis des Nachwuchses den Umständen angepaßt werden kann. Dazu ist Arrhenotokie die Grundvorausetzung (HAMILTON 1967).

Nach GREEN (1980) gibt es zwei Fortpflanzungsstrategien von Parasiten mit Weibchenüberschuß:

1. Binomische Männchenverteilung, die die Anzahl befruchteter Weibchen einer Brut erhöht (= beste binomische Verteilung mit einem Männchenanteil $p < 0,5$)

2. Genau ein Männchen pro Brut

Im folgenden soll am Beispiel von sechs arrhenotoken Gregärparasiten aufgezeigt werden, ob Anpassungen der Geschlechterverhältnisse an die Lebensweise dieser Arten vorhanden und welcher Natur diese Anpassungen sind.

<u>*Elasmus* sp. (Eulophidae)</u>

Elasmus sp. ist Primärparasit von *L. indicata* und fakultativer Hyperparasit auf *Apanteles* sp. Die Größe der Bruten und die Verteilung der Geschlechter in den einzelnen Bruten variierte stark (Tab. 19).

Auf die gesamte Nachkommenschaft der ausgewerteten 25 Bruten bezogen, war das Geschlechterverhältnis mit 1 ♂ 0,9 ♀♀ ausgewogen (Männchenanteil $p = 0,53$; $N = 128$). Die Mehrzahl der

Bruten umfaßte 1 - 8 Individuen. Eine Überprüfung der Verteilung mit dem χ^2-Test konnte wegen des geringen Umfangs der vorliegenden Daten nicht vorgenommen werden.

Tab. 19: Anteil der Männchen in 25 Bruten von *Elasmus* sp. (feldgesammeltes Material auf *Lamprosema indicata*; nur Bruten berücksichtigt, bei denen sich alle Individuen bis zur Imago entwickelten).

Brut-größe	Männchenanteil 0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Summe	p
1		5										5	
2		1										1	0,50
3			1	1								2	0,83
4	1	2	1		1							5	0,40
5					1							1	0,80
6		1	1		1							3	0,38
7			1	2								3	0,24
8			1	1				1				3	0,50
9												0	
10												0	
11												0	
12												0	
13									1			1	0,62
14											1	1	0,71
Summe	1	9	5	4	3	0	0	1	1	0	1	25	
Mittel													0,53

Am Geschlechterverhältnis, das sehr nahe am Gleichgewicht (p = 0,5) liegt, ist ersichtlich, daß *Elasmus* sp. offensichtlich keine Angleichung des Männchenanteils an die gregäre Entwicklung vorgenommen hat. Die Männchen schlüpften meist am gleichen Tag wie die Weibchen und verblieben zunächst am Ort des Schlüpfens, wo sie dann meist die Weibchen derselben Brut begatteten. Wenn man davon ausgeht, daß es sich im Feld genauso verhält,

ist es schwer verständlich, warum *Elasmus* sp., eine nachgewiesenermaßen arrhenotoke Art, den Selektionsvorteil eines angepaßten Geschlechterverhältnisses nicht nutzt.

Eine mögliche Erklärung liegt darin, daß *Elasmus* sp. einen relativ primitiven Typus von Gregärparasitismus repräsentiert. Zwar vermag er, seinen Wirt irreversibel zu lähmen, doch werden die ohne erkennbare Ordnung auf dem Wirt verteilten Eier weder angeklebt noch auf sonstige Weise dauerhaft befestigt, so daß sie leicht verloren gehen können. Auch die nackten Puppen, die vollkommen ungeschützt auf die Blattoberfläche geklebt sind, weisen auf eine gewisse Primitivität hin. Da *L. indicata* in zusammengesponnenen Bohnenblättern lebt, mag bei *Elasmus* sp. kein hoher Selektionsdruck bestehen, besondere Schutzvorkehrungen für den Nachwuchs zu treffen, da die Wirtsraupe aufgrund ihrer Lähmung nach der Parasitierung in ihrem Versteck verbleibt. Auch im Balzverhalten gibt es erstaunlich primitive Züge (vgl. Abschnitt 4.2.8), die schlecht zur Lebensweise eines gregären Parasiten zu passen scheinen.

Nesolynx phaesoma (Eulophidae)

N phaesoma wurde ausschließlich als Hyperparasit aus den Kokons von *Apanteles* spp. und *Bracon* sp. gezogen. Die Größe der Bruten variierte stark, auch auf der gleichen Wirtsart. Das Geschlechterverhältnis war bei den aus *Apanteles* sp. von *L indicata* geschlüpften Tieren mit 1 ♂ 3,5 ♀♀ stark zugunsten der Weibchen verschoben ($p = 0,22$; $N = 635$). In Tab. 20 ist die Geschlechterverteilung von 120 Bruten aus feldgesammelten Kokons von *Apanteles* sp. angegeben sowie die Werte, die bei einer Binomialverteilung mit dem Männchenanteil $p = 0,22$ zu erwarten sind.

Bei den Bruten mit $n = 3, 5, 6$ und 7 Individuen lagen genügend Daten vor, um die Übereinstimmung der gefundenen Verteilung mit der Binomialverteilung im χ^2-Test zu überprüfen. In keiner der vier Gruppen trat eine Abweichung auf; die Verteilungen sind vielmehr mäßig bis gut an die Binomialverteilungen angepaßt. Die einzigen ins Auge fallenden Abweichungen gab es bei Bruten

mit vier und mehr Individuen ohne oder mit nur einem Männchen. Während in dieser Gruppe regelmäßig weniger Bruten ohne Männchen auftraten als erwartet, lag die Zahl der Bruten mit einem

Tab. 20: Männchenverteilung in 120 Bruten von *Nesolynx phaesoma* aus Kokons von *Apanteles* sp. (feldgesammeltes Material) im Vergleich zu den Erwartungswerten einer Binomialverteilung mit p = 0,22.

Brut-	Männchenanteil: beobachtet / erwartet											Summe	p
größe	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1	9/8,52	2/2,42										11	0,18
2	6/5,48	3/3,09	0/0,44									9	0,17
3	8/7,59	7/6,43	1/1,81	0/0,17								16	0,19
4	0/3,70	7/4,18	2/1,77	1/0,33	0/0,02							10	0,35
5	3/4,91	11/6,92	3/3,91	0/1,10	0/0,16	0/0						17	0,20
6	0/4,28	10/7,24	8/5,11	1/1,92	0/0,41	0/0,05	0/0,02					19	0,25
7	2/2,46	6/4,86	5/4,11	1/1,93	0/0,55	0/0,09	0/0,01	0/0				14	0,19
8	0/1,10	5/2,47	2/2,44	1/1,37	0/0,49	0/0,11	0/0,02	0/0	0/0			8	0,19
9	0/0,86	3/2,17	1/2,45	2/1,61	2/0,68	0/0,19	0/C,04	0/0	0/0	0/0		8	0,26
10	0/0,42	2/1,18	1/1,49	1/1,12	1/0,55	0/0,19	0/0,04	0/0,01	0/0	0/0	0/0	5	0,22
11		1/...	1/...									2	
12												0	
13			1/...									1	
Summe	28	57	25	7	3							120	
Mittel													0,22

Männchen stets höher als erwartet. Dies läßt auf einen Mechanismus schließen, der den nach den Gesetzen des Zufalls zu erwartenden Bruten ohne Männchen entgegenwirkt, welche von geringem Wert für die Fortpflanzung sind.

Euplectrus sp. (Eulophidae)

Um die Jahreswende 1984/85 trat in einem Luzernefeld in São Jorge ein starker Befall mit *T orichalcea* auf, die in hohem Maß von *Euplectrus* sp. parasitiert waren. Es wurden über 300 parasitierte Raupen gesammelt, wobei in 199 Fällen alle abgelegten Parasiteneier Imagines hervorbrachten. Die abgestorbenen Parasiteneier oder -larven, die an Resten des Chorions oder an Narben des Wirts leicht erkennbar sind, wurden ebenfalls ausgezählt, um die ursprüngliche Brutgröße der

Parasiten zu ermitteln. Dieses Material wurde für eine Studie des Geschlechterverhältnisses von *Euplectrus* sp. im Feld verwendet; außerdem wurde versucht, den Einfluß der Mortalität von Entwicklungsstadien auf das Geschlechterverhältnis festzuhalten.

Bei den vollständig entwickelten Bruten lag das Geschlechterverhältnis bei 1 ♂ 1,8 ♀♀ (Männchenanteil p = 0,36; N = 835). Die Verteilung ist im einzelnen in Tab. 21 dargestellt.

Tab. 21: Anteil an Männchen in 199 Bruten von *Euplectrus* sp. auf *Trichoplusia orichalcea* (São Jorge, Luzerne, 25. 12. 1984 - 2. 1. 1985; nur zur vollständigen Entwicklung gelangte Bruten berücksichtigt).

Brut-größe	Männchenanteil								Summe	p
	0	1	2	3	4	5	6	7		
1	4	9							13	0,69
2	5	28	18						51	0,63
3		19	5	1					25	0,43
4	4	11	5	1					21	0,29
5	1	16	12	3		1			33	0,33
6	2	6	16						24	0,26
7		2	5	6	1			1	15	0,39
8		1	8	2	1				12	0,28
9		1	1	1					3	0,22
12	1				1				2	0,17
Summe	17	93	70	14	3	1		1	199	
Mittel										0,36

Das Geschlechterverhältnis war nicht durchweg konstant, sondern verschob sich bei steigender Brutgröße zugunsten der Weibchen, doch sind Abweichungen von der binomischen Verteilung in den

meisten Fällen nicht nachweisbar. Bei Bruten mit einem oder zwei Individuen war der Männchenanteil jedoch hochsignifikant erhöht (χ^2-Test; $p < 0{,}01$). Daraus läßt sich ablesen, daß die Weibchen in der Regel zuerst ein oder zwei unbefruchtete Eier ablegen, aus denen Männchen entstehen und danach befruchtete Eier, die sich zu Weibchen entwickeln. Mit zunehmender Brutgröße werden noch mehr Männchen zugefügt, doch läßt das Zahlenmaterial wenig Rückschlüsse auf den genauen Mechanismus der Geschlechterbestimmung zu. Bei sechs Parasiten pro Wirt trat ebenfalls eine hochsignifikante Abweichung von der Binomialverteilung auf, für die hier keine Interpretation angeboten werden kann.

In 134 Bruten von *Euplectrus* sp. starb ein Teil des Parasitennachwuchses ab, und zwar meist schon vor der Verpuppung. Es wurde der Versuch unternommen zu überprüfen, ob die Mortalität von Entwicklungsstadien geschlechtsbedingte Unterschiede aufwies. Das Geschlechterverhältnis der gesamten Probe betrug in diesem Fall 1 ♂ 2,1 ♀♀ (Männchenanteil $p = 0{,}32$; $N = 544$). Einzelheiten der Verteilung können Tab. 22 entnommen werden.

Im χ^2-Test waren keine Unterschiede zu einer binomischen Verteilung nachweisbar. In diesem Fall war das Verhältnis von Männchen und Weibchen in Bruten, die ein oder zwei Imagines hervorbrachten, ausgewogen. Bei größeren Bruten liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den vollständig entwickelten. Aus diesen Befunden geht nicht hervor, daß eines der Geschlechter einer deutlich erhöhten Mortalität unterliegt.

In der Laborzucht entwickelten sich wegen des schlechten Gesundheitszustandes der Raupen in der Wirtszucht nur 24 Bruten vollständig. In diesen Bruten lag das Geschlechterverhältnis bei 1 ♂ 2,5 ♂♂ (Männchenanteil $p = 0{,}29$; $N = 112$). Zwar liegen zu wenig Daten für eine genaue Analyse der Verteilung vor, doch scheint das Geschlechterverhältnis im Labor nicht wesentlich verschieden von dem im Freiland.

Einen Sonderfall stellt eine Laborbrut von 13 Individuen dar,

wovon 10 Männchen waren, was der Strategie Männchen einzusparen widerspricht. Hier kann es sich um eine Brut handeln, bei der der Spermavorrat des Muttertiers schon zu Ende ging, so daß nicht mehr genügend Eier befruchtet werden konnten.

Tab. 22: Anteil an Männchen in 134 Bruten von *Euplectrus* sp. auf *Trichoplusia orichalcea* (São Jorge, Luzerne, 23. 12. 1984 - 2. 1. 1985; ausschließlich unvollständig entwickelte Bruten).

Anzahl Imagines	Männchenanteil 0	1	2	3	4	5	6	7	Summe	p
1	11	13							24	0,54
2	4	7	5						16	0,53
3	4	11	2	3					20	0,40
4	4	3	4	1	1				13	0,35
5	2	10	9	1					22	0,28
6		10	6	3					19	0,27
7		4	4	2				1	11	0,32
8		4	2	1					7	0,20
9		1							1	
10				1					1	
Summe	25	63	32	12	1			1	134	
Mittel										0,32

Telenomus demodoci (Scelionidae)

Bei dem monophagen Eiparasiten *T demodoci* lag das Geschlechterverhältnis von 1.199 Individuen aus 320 Bruten bei 1 ♂ 1,8 ♀♀ (Männchenanteil p = 0,36). Die Verteilung der Geschlechter in den einzelnen Bruten geht aus Tab. 23 hervor.

Die meisten Bruten (fast 60 %) umfaßten drei oder vier Nachkommen, wobei ein hoher Anteil an Bruten mit einem Männchen auffällt, der weit über dem liegt, der nach der Binomialverteilung zu erwarten wäre (Abb. 16). Die Unterschiede sind in beiden

Fällen hochsignifikant (χ^2- Test; $p < 0,01$). Das Geschlechterverhältnis ist genau auf diese Brutgrößen abgestimmt, die mit einem Männchen auskommen, so daß die Reproduktionskapazität des Nachwuchses einen optimalen Wert erreicht.

Tab. 23: Anteil an Männchen in 320 Bruten von *Telenomus demodoci* aus im Feld gesammelten Eiern von *Papilio demodocus* (10. 1. 1984 - 22. 1. 1985).

Brut-größe	Männchenanteil 0	1	2	3	4	5	6	7	Summe	p
1	33	1							34	0,03
2	9	10							19	0,53
3	6	72	5	3					86	0,36
4	1	74	22	5	2				104	0,34
5		11	10	6	2	1			30	0,42
6		4	17	8	3				32	0,39
7		1	5	3		2			11	0,39
8				1	1	1			3	0.50
9									0	
10								1	1	0,70
Summe	49	173	59	26	8	4		1	320	
Mittel										0,36

Die 34 Wirtseier, aus denen nur ein Parasit schlüpfte, machen deutlich, daß das zuerst abgelegte Ei diploid ist, d.h. ein Weibchen produziert (hochsignifikante Abweichung von der binomischen Geschlechterverteilung). Das Ei, aus dem das Männchen hervorgeht, wird als zweites produziert, wie aus dem ausgewogenen Geschlechterverhältnis bei einer Brutgröße von zwei Individuen abzulesen ist. Die beiden nächsten Eier sind meistens wieder diploid.

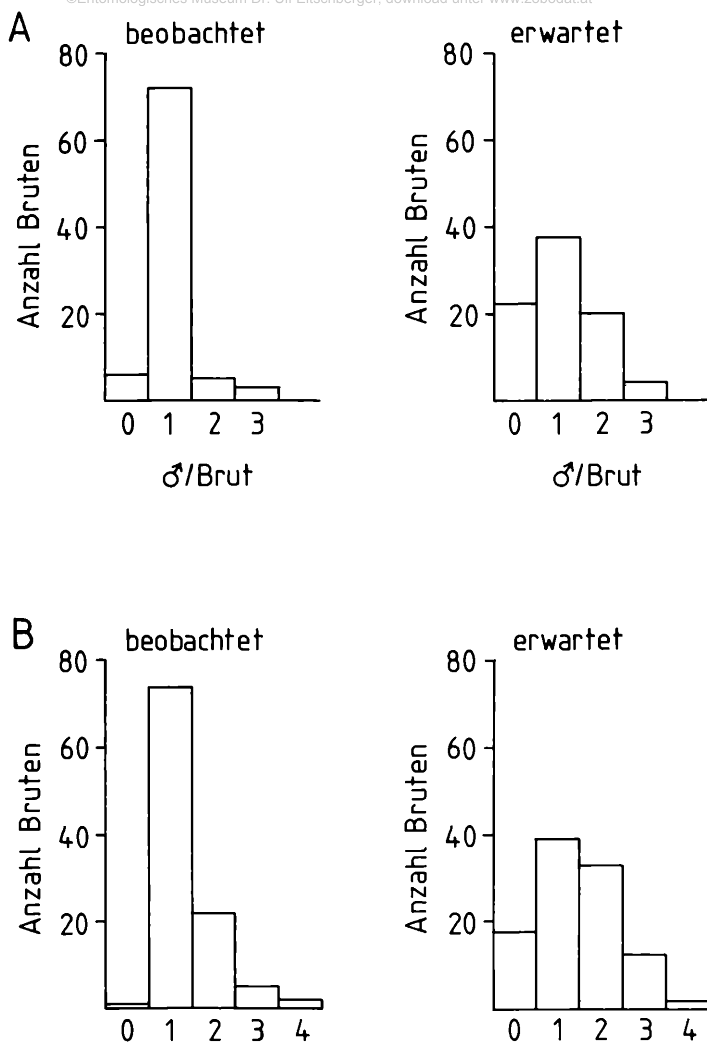


Abb. 16: Verteilung der Männchen von *Telenomus demodoci* in Bruten mit 3 (A) und 4 (B) Individuen in feldgesammelten Eiern von *Papilio demodocus*. Die gefundenen Werte sind den errechneten Werten der Binomialverteilung mit dem Männchenanteil p = 0,36 gegenübergestellt.

Die Befunde für Bruten mit mehr als vier Individuen sind nicht ohne weiteres interpretierbar. Es bestehen grundsätzlich zwei Möglichkeiten: entweder wird bei größeren Bruten häufiger ein zweites oder drittes Männchen produziert, oder diese Daten repräsentieren zum großen Teil Superparasitierung. Für letztere Interpretation spricht, daß größere Bruten wegen der ungünstigen Entwicklungsbedingungen für die Nachkommenschaft in der Regel vermieden werden.

Eine ähnliche Strategie der Geschlechtsbestimmung wie bei *T demodoci* liegt bei *Gryon atriscapus* Gahan vor, einer solitären Scelionide, die Eipakete von Hemipteren parasitiert (WAAGE 1982). In diesem Fall ist jedoch das erste abgelegte Ei in der Regel ein haploides, männchenproduzierendes (vgl. *Euplectrus* sp.).

GERLING & SCHWARTZ (1974) konnten in Laboruntersuchungen nachweisen, daß der Männchenanteil in der Nachkommenschaft von *T remus* mit zunehmendem Alter der Muttertiere stieg. Bei Superparasitierung kam es ebenfalls zu einer signifikanten Erhöhung der Männchenquote. Die Daten der vorliegenden Arbeit lassen diesbezüglich keine Rückschlüsse zu, da Feldmaterial wenig Möglichkeiten bietet, die Umstände während der Parasitierung zu rekonstruieren.

Trichogrammatoidea lutea (Trichogrammatidae)

T lutea parasitiert ein weites Spektrum von Wirten, deren Eier in der Größe sehr unterschiedlich sind. Tab. 11 (Abschnitt 4.2.3) zeigt, daß sich das Geschlechterverhältnis mit zunehmender Wirtsgröße zugunsten der Weibchen verschiebt.

Eine genauere Darstellung der Geschlechterbestimmung soll am Beispiel der Aufsammlungen parasitierter Eier von Plusiinae erfolgen. Da die Eier der gesammelten Plusiinen-Arten gleich groß sind, wurden sie zusammengefaßt. In Tab. 24 sind die Männchenanteile von *T lutea* nach Brutgrößen aufgeschlüsselt wiedergegeben.

Tab. 24: Anteil an Männchen in 262 Bruten von *Trichogrammatoidea lutea* aus im Feld gesammelten Eiern von Plusiinae.

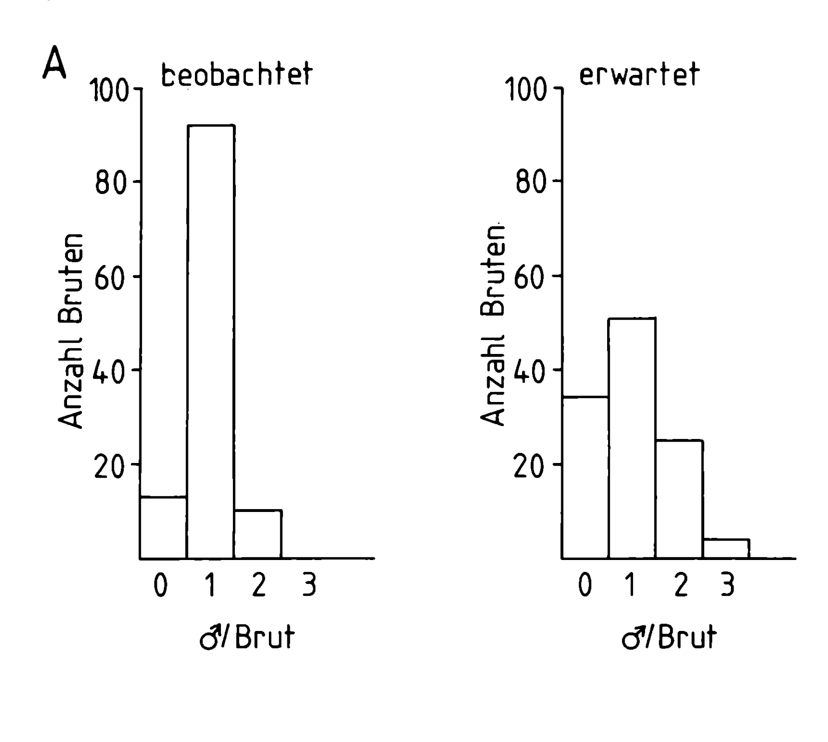
Brut-	Männchenanteil					Summe	p
größe	0	1	2	3	4		
1	12	4				16	0,25
2	26	25	6			57	0,32
3	13	92	10			115	0,32
4	1	37	21			59	0,33
5		5	6		1	12	0,35
6			1	2		3	0,44
Summe	52	163	44	2	1	262	
Mittel							0,33

Das Geschlechterverhältnis ist unabhängig von der Brutgröße bemerkenswert konstant. Ausnahmen bilden lediglich Eier, aus denen nur ein Parasit schlüpfte und Eier mit sechs Parasiten. Im ersten Fall spiegelt das Geschlechterverhältnis wohl die Tatsache wider, daß das zuerst abgelegte Ei meistens ein befruchtetes ist. Dem hohen Wert in der letzten Gruppe sollte nicht allzuviel Bedeutung beigemessen werden, da es sich nur um drei Beobachtungen handelt, und in dieser Gruppe Superparasitierung vorliegen kann, wodurch ein erhöhter Männchenanteil zu erwarten ist.

Wie schon bei der vorausgegangenen Art, *T demodoci*, liegt auch hier in den Brutgrößen 3 und 4 eine hochsignifikante Abweichung von der binomischen Geschlechterverteilung vor (Abb. 17). Die Sequenz der Eiablage ist identisch mit der bei *T demodoci*.

Im Wirt *H. armigera*, dessen Eier etwa das gleiche Volumen wie die Eier von Plusiinae haben, liegen ähnliche Verhältnisse vor. Obwohl nur relativ wenig Felddaten verfügbar sind (N = 54), läßt sich doch für die Brutgröße 3 ebenfalls eine Abweichung

von der Binomialverteilung errechnen, die durch die vorgegebene Reihenfolge befruchteter und unbefruchteter Eier zustande kommt (Abb. 18).



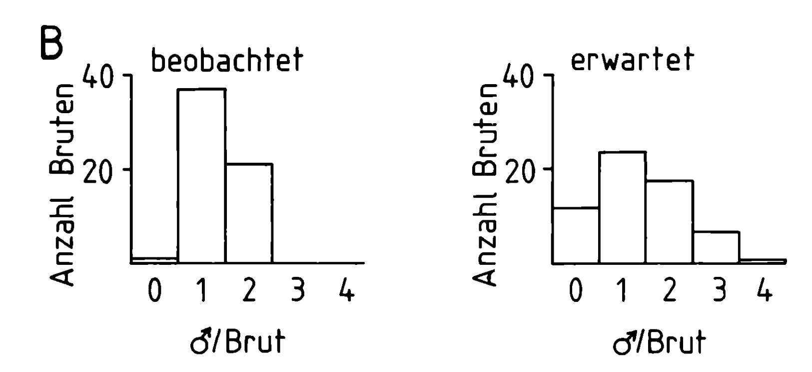


Abb. 17: Verteilung der Männchen von *Trichogrammatoidea lutea* in Bruten mit 3 (A) und 4 (B) Nachkommen aus feldgesammelten Eiern von Plusiinae. Die gefundenen Werte sind den errechneten der Binomialverteilung mit dem Männchenanteil p = 0,33 gegenübergestellt.

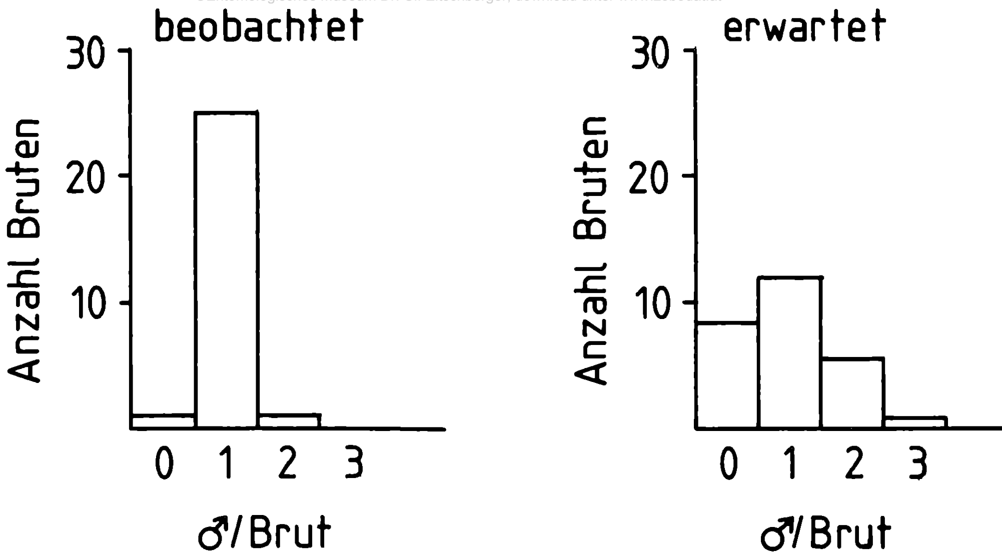


Abb. 18: Verteilung der Männchen von *Trichogrammatoidea lutea* in Bruten mit 3 Nachkommen aus feldgesammelten Eiern von *Heliothis armigera*. Die gefundenen Werte sind den errechneten der Binomialverteilung mit dem Männchenanteil p = 0,32 gegenübergestellt.

Wenn die Brutgröße steigt, sinkt der Männchenanteil auf einen Grenzwert, der wohl mit der Befruchtungskapazität der Männchen zusammenhängt, d.h. mit der Menge des zum Zeitpunkt des Schlüpfens vorhandenen Spermas oder aber mit dem Vermögen, die rasch aufeinander aus dem selben Loch schlüpfenden Weibchen abzufangen und zu begatten. Bei den sehr großen Bruten in Eiern von *H. celerio* (Durchschnitt: 14,2 Parasiten / Wirtsei) stellte sich das Geschlechterverhältnis auf 1 ♂ 4,3 ♀♀ ein.

Zwar liegen zu wenig Daten für eine exakte rechnerische Analyse vor, doch legen die Befunde nahe, daß über den weiten Bereich von 7 bis 34 Parasiten / Wirtsei das Geschlechterverhältnis gleich bleibt (Abb. 19).

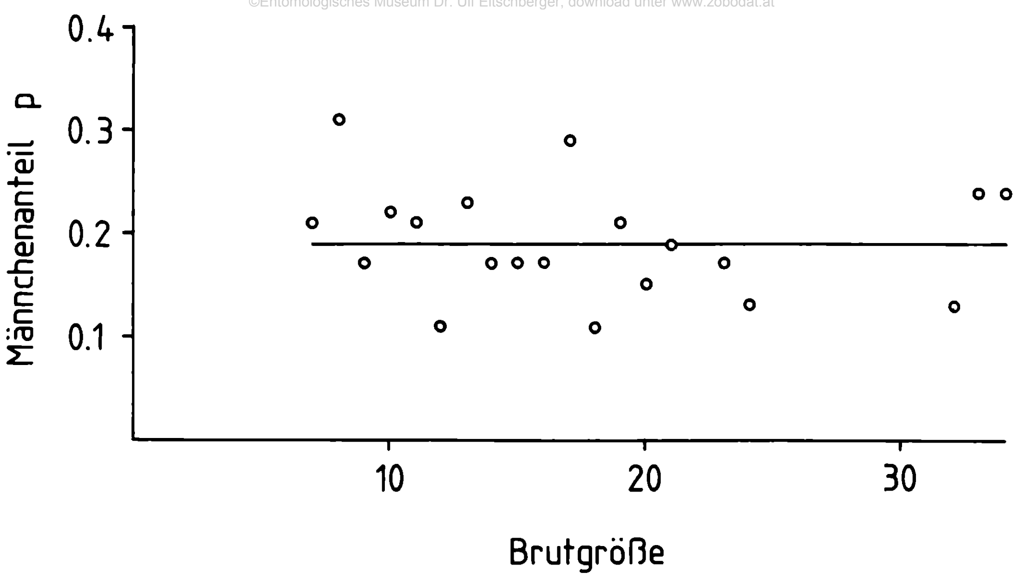


Abb. 19: Männchenanteil von *Trichogrammatoidea lutea* in Eiern von *Hippotion celerio* (Freilandmaterial, gesammelt auf *Boerhavia* sp., São Jorge, 8. - 26. 12. 1984; N = 51).

Ein interessanter Grenzfall sind Wirtseier, die so klein sind, daß sie nur einem Parasiten die Entwicklung ermöglichen. Da keine Freilanddaten zu diesem Fall vorliegen, wurden im Labor Eier von *P xylostella* zur Parasitierung angeboten. Wie Tab. 11 zu entnehmen ist, lag das Geschlechterverhältnis in diesem Fall sehr viel näher am Gleichgewicht von 1 1 als bei den anderen Wirtsarten. Diese Anpassung trägt der Tatsache Rechnung, daß die Begattung der Weibchen unter diesen Umständen nicht durch Inzucht erfolgen kann. Auffällig ist, daß der Männchenanteil deutlich höher ist als in Eiern von Plusiinae, die nur einen Parasiten hervorbrachten. Dies bestätigt die Annahme, daß die Größe des Wirtes eine zusätzliche Rolle bei der Modifizierung des Geschlechterverhältnisses spielt und die Brutgröße allein nicht ausschlaggebend ist.

Laboruntersuchungen an parasitierten Eiern von *S. nonagrioides* bestätigten im Großen und Ganzen die anhand von Feldbeobachtungen aufgezeigten Tendenzen. Für Bruten mit vier Individuen ist

wiederum eine Abweichung des Männchenanteils von der binomischen Verteilung nachweisbar (χ^2-Test, $p < 0,01$). Eine Konstanz des Geschlechterverhältnisses von einem Männchen zu etwa vier Weibchen in den einzelnen Brutgrößen ließ sich allerdings nicht nachweisen; es hat vielmehr den Anschein, daß der Männchenanteil mit steigender Brutgröße sinkt. Leider liegen nicht genügend Daten vor, um definitive Schlüsse aus den Abweichungen zu ziehen.

KFIR (1980) berichtet, daß in seiner Laborzucht von *T lutea* in Eiern von *H. armiger* ebenfalls Bruten mit einem Männchen und mehreren Weibchen vorherrschten, geht aber nicht auf Einzelheiten der Verteilung ein. Über das Geschlechterverhältnis von *T lutea* im Freiland, konnten keine detaillierten Angaben in der Literatur gefunden werden.

Goniozus sp. (Bethylidae)

Das Geschlechterverhältnis von *Goniozus* sp. war in der Laborzucht mit 1 ♂ 2,5 ♀♀ (Männchenanteil $p = 0,29$; $N = 110$) stark zugunsten der Weibchen verschoben. Tab. 25 zeigt die Geschlechterverteilung im einzelnen.

Aus ihr geht hervor, daß 79 % aller Bruten ungeachtet ihrer Größe ein Männchen aufwiesen, was bedeutet, daß die Männchenzahl festgelegt ist, das Geschlechterverhältnis hingegen gleitend an die Brutgröße angepaßt wird. Leider liegen nicht genügend Daten vor, um dies mit statistischen Methoden zu belegen. Die Tatsache, daß in drei Arten von Bethyliden solche gleitenden Geschlechterverhältnisse nachgewiesen sind (MERTINS 1980; GREEN, GORDH & HAWKINS 1982), erhöht die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit dieser Annahme.

Leider liegen keine Daten aus dem Feld vor, da die Suche nach *Goniozus* sp. im Freiland sehr zeitraubend ist, und aus diesem Grund nur einzelne Bruten gefunden wurden.

Tab. 25: Anteil an Männchen in 29 Laborbruten von *Goniozus* sp. auf verschiedenen Wirten. Es sind nur Bruten berücksichtigt, bei denen sich alle Individuen bis zur Imago entwickelten.

Brut-größe	Männchenanteil 0	1	2	Summe
1	3	1		4
2	1	5		6
3		6		6
4		3		3
5		4		4
6		2		2
7		1		1
8	1	1		2
9			1	1
Summe	5	23	1	29

Diskussion

Aus den in diesem Abschnitt zusammengestellten Ergebnissen geht hervor, daß unter den sechs untersuchten Gregärparasiten nur eine Art, nämlich *Elasmus* sp., ein ausgewogenes Geschlechterverhältnis aufwies. Bei allen anderen Arten trat Weibchenüberschuß auf. Da alle diese Arten Inzucht praktizieren (vgl. folgenden Abschnitt), ist dies nach dem Modell von HAMILTON (1967) zu erwarten, das von folgenden Gegebenheiten ausgeht:

1. Weibchenüberschuß
2. Arrhenotokie
3. wenigstens ein Männchen pro Brut
4. gregäre Entwicklung
5. Protandrie, Männchen kopulieren wiederholt
6. Kopulation unmittelbar nach oder schon vor dem Schlüpfen
7. Männchen bleiben am Ort des Schlüpfens

8. Weibchen speichern Sperma, eine Begattung genügt zur Befruchtung aller Eier.

Alle diese Forderungen sind bei fünf der hier untersuchten Parasiten erfüllt. Eine solche Reproduktionsbiologie, die durch extreme Inzucht gekennzeichnet ist, ermöglicht den betreffenden Arten eine hohe Fortpflanzungsrate, indem sie den Weibchenanteil auf Kosten der Männchen steigern. Die Mechanismen, über die diese Anpassungen der Geschlechterverhältnisse gesteuert werden, können sehr verschiedener Art sein, so daß die eingangs erwähnte vereinfachte Hypothese von GREEN (1980) in dieser Form nicht haltbar ist.

N. phaesoma läßt nur sehr wenig Abweichung von einer binomischen Verteilung erkennen. Lediglich in größeren Bruten liegt eine leichte Tendenz vor, Bruten ohne Männchen zu vermeiden.

Die übrigen vier Arten haben Geschlechterverhältnisse, die nicht den Zufallsgesetzen folgen. Die Reihenfolge der Ablage haploider und diploider Eier folgt bestimmten Gesetzmäßigkeiten. Bei *Euplectrus* sp. wird zuerst meist ein unbefruchtetes Ei abgelegt; oft ist auch das zweite Ei unbefruchtet. Es ist nicht klar, worin der Grund dieses Verhaltens liegt, denn es ist sicherer, zuerst ein befruchtetes Ei zu legen, vor allem, wenn das erste das einzige Ei bleibt. Ein unbegattetes Weibchen kann immerhin männliche Nachkommen produzieren, während ein Männchen, das nicht zur Kopula gelangt, überhaupt nichts zur Fortpflanzung beiträgt.

Bei den beiden Eiparasiten *T demodoci* und *T lutea* liegt insofern eine interessante Parallele vor, als die Geschlechterbestimmung für die ersten vier Eier dem gleichen Muster folgt. In der Regel wird nach einem diploiden ein haploides Ei gelegt und danach wieder zwei diploide. Diese Anordnung gewährtleistet ein sehr günstiges Geschlechterverhältnis in Wirtseiern, die bis zu vier Parasiten ausreichend Nahrung bieten, wie es beim Wirt von *T demodoci* der Fall ist. Bei *T lutea* kompliziert sich die Angelegenheit durch die ausgeprägte Polyphagie. Wirts-

eier unterschiedlicher Größe beeinflussen das Geschlechterverhältnis, das in den einzelnen Brutgrößen nicht dem starren Schema einer bestimmten Sequenz der Ablage folgt wie bei *Trichogramma chilonis* Ishii in Eiern von *Papilio xuthus* L. (SUZUKI, TSUJI & SASAKAWA 1984).

Ein bemerkenswerter Mechanismus der Geschlechterbestimmung liegt bei *Goniozus* sp. vor. Die Regulierung des Geschlechterverhältnisses des Nachwuchses obliegt hier ausschließlich dem Weibchen, das unabhängig von der Brutgröße stets nur ein haploides Ei beisteuert, aus dem sich das Männchen entwickelt, das später alle Weibchen seiner Brut begattet. Auf diese Weise entsteht ein gleitendes Geschlechterverhältnis bei konstanter Männchenzahl. Diese "Männchenkonstanz" wird in der angelsächsischen Literatur als "precise sex ratio" bezeichnet. Nach GREEN, GORDH & HAWKINS (1982) stellt diese Form der Männchenkonstanz in der Theorie gegenüber einem binomischen Geschlechterverhältnis einen Selektionsvorteil dar, doch sind bisher erst drei Beispiele für das Auftreten dieser Strategie bekanntgeworden, alle in der Familie Bethylidae (MERTINS 1980; GREEN, GORDH & HAWKINS 1982).

Dieser Selektionsvorteil ist in zwei Tatsachen begründet: Einerseits erhöht sich der für die Arterhaltung entscheidende Anteil an begatteten Weibchen rein rechnerisch, was beim besten binomischen Verhältnis nur in gewissem Umfang der Fall ist. Zum anderen entfallen dadurch, daß das Weibchen entsprechend der Wirtsgröße die Anzahl der Männchen in der Brut festlegen kann, weitgehend Bruten ohne Männchen, die bei den nach den Zufallsgesetzen zustandekommenden, genetisch determinierten binomischen Verteilungen unausweichlich auftreten. Diese Bruten ergeben nur unbegattete Weibchen, die ihrerseits ausschließlich Männchen erzeugen, es sei denn, sie begegnen zufällig einem Männchen, das sie begattet.

Die Untersuchungen an Gregärparasiten in diesem Abschnitt zeigen allerdings, daß verschiedene Wege zum Ziel eines optimalen Geschlechterverhältnisses führen, und es hat den Anschein,

daß das rein rechnerisch beste gleitende Geschlechterverhältnis mit Männchenkonstanz in der Natur nicht sehr häufig verwirklicht sei. Wahrscheinlich ist diese Methode zu kompliziert, als daß sie sich in vielen Familien von Hymenopteren hätte durchsetzen können. Bei erhöhter Larvalmortalität wird dieser Vorteil außerdem zum großen Teil dadurch zunichte gemacht, daß die Gefahr, das einzige Männchen zu verlieren, zu groß ist.

Letztendlich ist für den Fortpflanzungserfolg der Anteil begatteter Weibchen an der Gesamtnachkommenschaft ausschlaggebend. Wenn man davon ausgeht, daß die Männchen alle Weibchen ihrer Brut begatten (was bei *Euplectrus* sp. vielleicht nicht der Fall ist), ergibt sich die Anzahl begatteter Weibchen aus der Gesamtnachkommenzahl abzüglich der Männchen und der Weibchen aus Bruten ohne Männchen. Auf diese Weise kommt man bei *Elasmus* sp. mit den Daten aus Tab. 19 auf 43,8 % befruchtete Weibchen. Bezieht man weitere 25 Bruten, die einer mehr oder weniger starken, teiweisen Mortalität unterlagen, in die Betrachtung ein, ändert sich diese Zahl mit 45,2 % kaum.

Die Arten mit Weibchenüberschuß kommen dabei naturgemäß auf höhere Werte. Bei *N. phaesoma* errechnet sich die Anzahl begatteter Weibchen zu 66,3 %. *Euplectrus* sp. gibt ein weiteres Beispiel dafür ab, daß die Mortalität von Juvenilstadien praktisch ohne Einfluß auf die potentielle Zahl befruchteter Weibchen ist. Legt man der Berechnung ausschließlich die Daten aus Tab. 21 zugrunde, ergeben sich 57,1 %, bezieht man die Daten von Tab. 22 mit ein, kommt man auf 56,8 % begattete Weibchen. Bei *T demodoci* beträgt der Wert 58,0 % und bei *T lutea* in Eiern von Plusiinae 52,9 %. In den erheblich größeren Wirtseiern von *H. celerio* erhöht sich dieser Wert rein rechnerisch auf 77,9 %, doch ist nicht bekannt, wieviele Weibchen ein Männchen zu begatten vermag, so daß der tatsächliche Wert etwas niedriger liegen dürfte.

Im vorliegenden Vergleich der Geschlechterverhältnisse von Gregärparasiten wurde in den meisten Fällen Freilandmaterial verwendet, um Artefakte, wie sie durch die Laborhaltung bedingt

sind, auszuschließen. Durch das Eiablageverhalten, die Lebensweise und die Häufigkeit der Parasiten und ihrer Wirte sind Aufsammlungen im Feld allerdings Grenzen gesetzt. So konnten z.B. von den versteckt lebenden Bethyliden, die nie hohe Parasitierungsraten aufwiesen, nur einzelne Bruten gefunden werden, die zu einer Betrachtung des Geschlechterverhältnisses nicht ausreichen.

4.2.8 Beobachtungen zum Balz- und Paarungsverhalten einiger parasitischer Hymenopteren

Bei den meisten untersuchten Parasiten ging der Paarung eine Balz voraus, die in einigen Fällen komplexe Verhaltensmuster umfaßte. Diese Handlungen dienen der Arterkennung und Vermeidung von Paarungsirrtümern sowie der Weckung der Bereitschat zur Kopula bei den Weibchen, die in der Regel der passive Partner sind. Die Balz umfaßt Bewegungsabfolgen von Flügeln, Beinen, Antennen, Mundwerkzeugen, usw., die oft rhythmisch sind und mehrmals wiederholt werden können (VAN DEN ASSEM 1975). In einigen Fällen spielen Vibrationen eine Rolle (VAN DEN ASSEM & PUTTERS 1980), oft auch Pheromone (SCHWARTZ & GERLING 1974; VAN DEN ASSEM, JACHMANN & SIMBOLOTTI 1980). Seltener kommt es vor, daß der Kopula keine erkennbare Balz vorausgeht, wie es bei *H. truncatoides* der Fall war, die im Labor bei zufälligen Begegnungen spontan kopulierten.

Neben der Kommunikation zwischen den Geschlechtern ist auch das Verhalten der Männchen untereinander von Interesse, da sich aus ihm Fortpflanzungsstrategien ableiten lassen (VAN DEN ASSEM, GIJSWIJT & NÜBEL 1980). Im folgenden sind die Beobachtungen zum Balz- und Paarungsverhalten von sieben Arten parasitischer Hymenopteren dargestellt, die im Laufe der Untersuchungen zu ihrer Biologie im Labor gemacht werden konnten.

Goniozus sp. (Bethylidae)

Wie schon in den beiden vorangegangenen Abschnitten erwähnt, enthielt eine typische Brut von *Goniozus* sp. ein Männchen, das vor den Weibchen schlüpfte (Protandrie), ihre Kokons aufbiß, in

sie eindrang und dort die Weibchen der Reihe nach begattete. Ein solches Verhalten ist innerhalb der Familie weit verbreitet und wurde in der Literatur schon wiederholt beschrieben (CLAUSEN 1940; KÜHNE & BECKER 1974; GORDH 1976; GORDH & EVANS 1976; MERTINS 1980; GORDH, WOOLLEY & MEDVED 1983). Es hatte den Anschein, daß die Kopulation im Kokon des Weibchens ohne Vorspiel erfolgte, da die Männchen nur kurz darin verweilten, und in dem engen Kokon nur wenig Platz für die beiden Tiere ist. GORDH (1976) beobachtete bei Paarungen von *G. gallicola* im weiblichen Kokon eine Bauch-zu-Bauch-Position. Bei *Goniozus* sp. konnte allerdings nicht erkannt werden, wie die Kopula in diesem Fall vor sich ging.

Die meisten der oben erwähnten Autoren geben an, daß die Bethyliden auch bei späteren Gelegenheiten noch kopulieren, und daß in vielen Fällen eine Kopula nicht ausreichend ist, um den Spermavorrat für die ganze Eiablagephase des Weibchens zu sichern. Das gleiche gilt für *Goniozus* sp. Nach GORDH (1976) kopulierten jungfräuliche Weibchen von *G. gallicola* nach dreieinhalb Wochen noch bereitwillig; in den eigenen Untersuchungen verhielten sich drei Wochen alte, unbegattete Weibchen genauso. GORDH (1976) registrierte bei solchen Paarungen keine auffällige Balz; die Männchen kopulierten auf dem Rücken der Weibchen. Nach MERTINS (1980) waren beide Geschlechter von *Laelius pedatus* (Say) bei der Begegnung sehr unruhig. Das Männchen schlug mit den Flügeln und flog kurze Strecken, was es nicht tat, wenn es allein war.

Goniozus sp. zeigte bei späterer Paarung ein etwas differenzierteres Balzverhalten, als es bisher für Bethyliden dargestellt wurde. Manchmal kam es bei Begegnungen der Geschlechter zu Antennenkontakten in der in Abb. 20 dargestellten Form, doch war dieser Kontakt offenbar kein notwendiger Bestandteil der Balz, denn er unterblieb in vielen Begegnungen.

Normalerweise stand das Männchen dann seitlich vom Weibchen, mit dem Kopf zu ihm gewandt und schlug mit der Abdomenspitze in

rhythmischer Folge auf den Boden (Frequenz: etwa 3 Schläge in 2 Sekunden). Diese Bewegung wurde in den Beinen erzeugt, so daß der ganze Körper dabei auf- und abwippte. Wenn das Weibchen paarungswillig war, fiel es in diese Bewegung ein, jedoch in

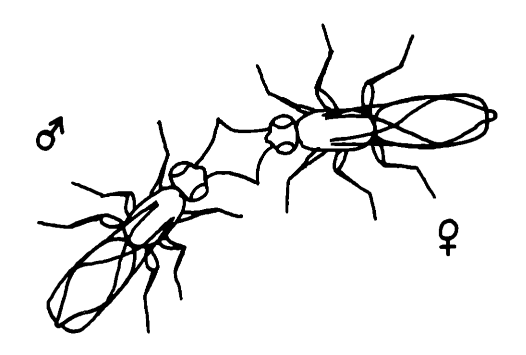


Abb. 20: Antennenkontakt zwischen Männchen und Weibchen von *Goniozus* sp. vor der Kopulation.

langsamerem Rhythmus. Nach einiger Zeit bestieg das Männchen das Weibchen, lief auf dessen Rücken hin und her und betastete es mit den Mundwerkzeugen. Oft stieg das Männchen wieder ab und balzte weiter. Wenn das Männchen schließlich zur Kopula bereit war, sprang es schnell auf das Weibchen, stellte den Genitalkontakt her und kopulierte. Das rhythmische Wippen konnte auch auf dem Rücken des Weibchens beim Versuch, den Genitalkontakt herzustellen, stattfinden. Während der Kopula, die etwa zwei Minuten dauerte, hielt das Männchen das Abdomen des Weibchens mit seinen Beinen umklammert.

Ob das Weibchen dem Männchen ein Bereitschaftssignal gab, konnte nicht eindeutig ermittelt werden. Bei einer Balz konnte beobachtet werden, wie sich das Weibchen auf die Werbung des Männchens hin umdrehte, worauf dieses sofort das Weibchen bestieg und kopulierte. Doch spricht gegen die Deutung dieses Verhaltens als Bereitschaftssignal, daß es nur bei einer Balz beobachtet wurde.

Offensichtlich kann ein Männchen durch seine bloße Anwesenheit

ein Weibchen in Stimmung bringen, auch wenn das Männchen völlig passiv ist. Einmal wurde beobachtet, wie ein paarungswilliges Weibchen einem Männchen gegenüberstand und die für die Balz charakteristischen Wippbewegungen durchführte, während das Männchen bewegungslos verharrte und anscheinend kein Interesse zeigte. Nachdem das Weibchen das Männchen einige Zeit angebalzt hatte, lief dieses weg.

Bei einigen Begegnungen kopulierten die Männchen überfallartig, ohne jegliches Vorspiel, doch waren Paarungen, denen eine Balz vorausging, wesentlich häufiger.

Die Männchen verhielten sich niemals aggressiv gegeneinander, auch dann nicht, wenn Männchenüberschuß in den Laborkäfigen herrschte. In Bruten unbegatteter Weibchen besuchten die Männchen die Kokons ihrer Brüder auf der Suche nach Weibchen und versuchten, sich gegenseitig zu begatten. Auch außerhalb der Kokons wurden unter diesen Umständen Kopulationsversuche unter Männchen beobachtet, die in keinem Fall aggressives Verhalten auslösten.

Trichogrammatoidea lutea (Trichogrammatidae)

In größeren Lepidoptereneiern entwickelte sich *T lutea* gregär. Wie alle anderen untersuchten Gregärparasiten ist *T lutea* protandrisch. Die Männchen erwarteten die Weibchen am Schlupfloch und sowie der Kopf eines Parasiten erschien, wurde er mit den Antennen abgetastet. Sobald das Tier geschlüpft war, stieg das wartende Männchen auf, ohne ein Balz durchzuführen. Die Geschlechtererkennung scheint nicht gut ausgeprägt, denn Männchen wurden genauso bestiegen wie Weibchen. Handelte es sich um ein Weibchen, wurde die Kopula, die etwa ein bis zwei Sekunden dauerte, sofort vollzogen. Handelte es sich um ein Männchen, lösten die fruchtlosen Bemühungen beim Partner keine aggressiven Reaktionen aus. Auch wenn mehrere Männchen am Schlupfloch auf Weibchen warteten, kam es nie zu aggressiven Handlungen oder Versuchen, die Konkurrenten zu verdrängen.

Entwickelten sich die Parasiten solitär, oder kam es zu einem

späteren Zeitpunkt zu Begegnungen zwischen Männchen und Weibchen, fand dagegen ein Paarungsvorspiel statt, das bei gregärer Entwicklung und Kopula unmittelbar nach dem Schlüpfen nicht beobachtet werden konnte. Wenn ein Männchen ein Weibchen wahrnahm, fing es an, unter Flügelschlagen mit dem ganzen Körper hin- und herzupendeln, wobei es sich dem Weibchen von der Seite oder von hinten zu nähern versuchte. Oft floh das Weibchen, und das Männchen folgte ihm unter Beibehaltung der geschilderten Bewegungen, bis es das Weibchen erreichte und es ihm gelang, von hinten aufzusteigen. Daran schloß sich sogleich die Kopula an.

Telenomus demodoci (Scelionidae)

Im Labor kopulierte *T demodoci* nicht bereitwillig, und infolgedessen liegen nur wenige Beobachtungen des Paarungsverhaltens vor. Die mangelnde Bereitschaft zur Paarung kann eine Folge von Lichtmangel im Labor sein. SCHELL (1943) berichtet, daß sich die Bereitschaft bei der Scelionide *Hadronotus ajax* Girault durch helles Licht induzieren ließ. Aus dem Geschlechterverhältnis kann geschlossen werden, daß normalerweise die Männchen die Weibchen der gleichen Brut bald nach dem Schlüpfen begatten, wie es bei den übrigen untersuchten Gregärparasiten der Fall ist.

Bei Begegnungen der Geschlechter flüchtete das Weibchen meist, und das Männchen lief hinter ihm her, wobei es in schneller Folge die Antennen auf- und abschlug. Das Männchen sprang plötzlich auf den Rücken des Weibchens, wenn es nahe genug herangekommen war. In dieser Phase schlugen beide Geschlechter heftig mit den Antennen, und das Männchen versuchte, einen Antennenkontakt in der in Abb. 21 skizzierten Form herzustellen. Das Weibchen hielt dabei seine Antennen V-förmig ausgestreckt, und das Männchen steckte seine dazwischen nach unten, wobei beide Geschlechter die Antennen in der in Abb. 21A dargestellten Richtung bewegten.

Bei steigender Erregung bewegte das Männchen den ganzen Körper auf und nieder, wobei es die Antennen auf- und abschlug. Das

Weibchen saß währenddessen relativ ruhig, die Antennen eng an den Kopf gelegt und nach unten gerichtet. Diese Haltung läßt sich als Bereitschaftssignal deuten. Daraufhin bewegte sich das Männchen nach hinten, krümmte sein Abdomen nach unten und vollzog die Kopula, die etwa eine halbe Minute dauerte. Aggressives Verhalten der Männchen untereinander konnte nicht beobachtet werden.

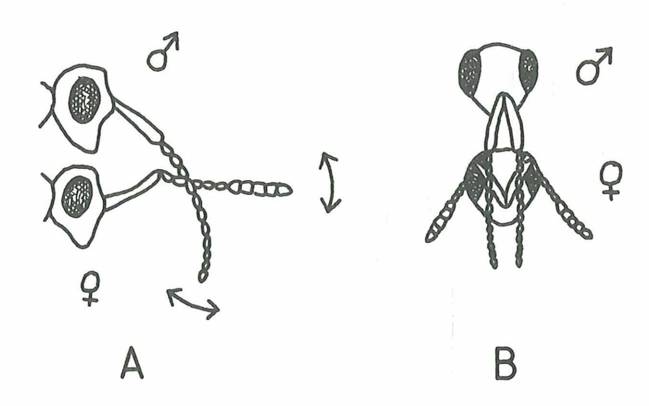


Abb. 21: Antennenkontakt während der Balz von *Telenomus demodoci*.
A von der Seite gesehen. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung der Antennen an.
B von vorne gesehen.

Euplectrus sp. (Eulophidae)

Auch *Euplectrus* sp. war im Labor nicht leicht zur Kopula zu bringen, was sich mit den Erfahrungen von NESER (1973) deckt. Die Männchen kopulierten mit mehreren Weibchen nacheinander, und es kann wie bei der vorangegangenen Art geschlossen werden, daß unter normalen Bedingungen im Feld die Männchen die Weibchen ihrer Brut begatten. Wie in 4.2.5 schon angesprochen, besteht aber auch die Möglichkeit, daß bei *Euplectrus* sp. die Inzucht nicht so stark im Vordergrund steht wie bei den anderen untersuchten Arten, und ein Teil der Weibchen erst zu einem späteren Zeitpunkt bei der zufälligen Begegnung mit einem Männchen begattet wird. Es wurde nie beobachtet, daß ein Weib-

chen mehr als einmal kopulierte.

Bei der Begegnung der Geschlechter bewegte das Männchen zunächst die Antennen auf und nieder, und beide stellten sich einander gegenüber, wobei das Männchen rhythmisch mit den Flügeln schlug. In dieser Phase hielt das Männchen seine Antennen ruhig nach unten, während das Weibchen seine nach oben hielt und gelegentlich auf- und abbewegte. Meist wippten die Männchen beim Flügelschlagen mit dem ganzen Körper auf und nieder. Ein Männchen wackelte bei der Balz mit dem Körper hin und her, wie es bei *T lutea* geschildert wurde. Nach einigen Minuten bewegte sich das Männchen nach vorne und versuchte, einen Antennenkontakt herzustellen.

An dieser Stelle wurde die Balz in vielen Fällen unterbrochen, Entweder wandte sich das Weibchen ab oder wich zurück, was das Männchen veranlaßte, ihm zu folgen und erneut mit der Werbung zu beginnen, oder das Männchen unterbrach die Balz und entfernte sich, häufig indem es einen kleinen Kreis umlief. Wenn es wieder vor dem Weibchen in Position kam, setzte es die Werbung fort.

Bei zunehmender Erregung wurde das Flügelschlagen des Männchens schneller. Reagierte das Weibchen, so reckte dieses das Abdomen steil nach oben, drehte sich um 180° und präsentierte sich so dem Männchen. Die Körperhaltung während dieses Bereitschaftssignals war bei allen untersuchten Eulophiden im wesentlichen gleich (vgl. Abb. 23), ungeachtet der Tatsache, ob die Balz vor oder auf dem Weibchen stattfand. Das Männchen stieg nun auf und vollzog die Kopula in wenigen Sekunden. NESER (1973) und GERLING & LIMON (1979) beschreiben ähnliche Verhaltensweisen bei der Balz von *Euplectrus* spp. Die Männchen zeigten untereinander keinerlei Rivalität.

<u>*Stenomesius bitinctus* (Eulophidae)</u>

Bei der überwiegend solitären Art *S. bitinctus* ist die Partnerfindung dem Zufall überlassen. Wenn ein Männchen einem Weibchen begegnete, begann es mit etwa eine Viertelsekunde dauernden

rhythmischen Flügelvibrationen im Abstand von einer halben bis einer Sekunde und versuchte bald, das Weibchen von hinten zu besteigen.Dieses floh, sofern es nicht in Stimmung war, und oft folgte das Männchen unter Flügelschlagen. Wenn das Weibchen das Männchen aufsteigen ließ, hielt es sogleich die Antennen nahezu senkrecht nach oben. Das Männchen umfaßte daraufhin die Antennen des Weibchens mit seinen in der in Abb. 22 skizzierten Weise und strich mit ihnen an denen des Weibchens entlang. Während der ganzen Zeit behielt das Männchen das Schlagen mit den Flügeln bei. Wenn das Weibchen paarungswillig war, gab es das Bereitschaftssignal mit hocherhobenem Abdomen und Antennen wie in Abb. 23 schematisch dargestellt.

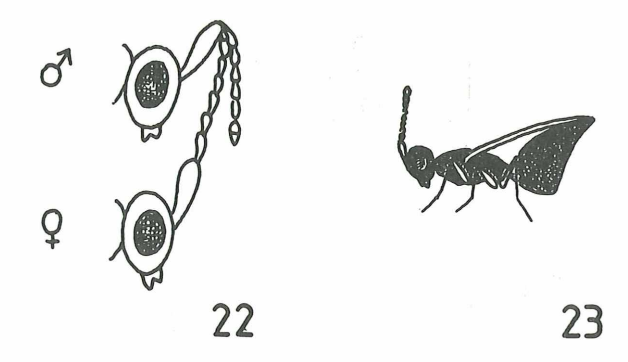


Abb. 22: Antennenkontakt bei der Balz von *Stenomesius bitinctus*, von der Seite gesehen.

Abb. 23: Bereitschaftssignal des Weibchens von *Stenomesius bitinctus*.

In dieser Phase hob das Paar den Antennenkontakt auf, und das Weibchen streckte seine Antennen nach vorne. Das Männchen bewegte sich nun rückwärts und vollzog die Kopula, die etwa 15 Sekunden in Anspruch nahm. Der Genitalkontakt wurde gelöst, indem die Weibchen die Männchen ziemlich grob mit den Hinterbeinen nach hinten wegkämmten in der gleichen Bewegung, wie sie beim Putzen der Flügel beobachtet werden kann.

Wenn mehrere Männchen anwesend waren, störten sie sich gegenseitig bei der Werbung und versuchten, ihre Konkurrenten vom Rücken der Weibchen abzudrängen.

Nesolynx phaesoma (Eulophidae)

Die Männchen von *N. phaesoma* schlüpften vor den Weibchen und erwarteten diese am Schlupfloch zur Begattung. Erschien ein Weibchen, versuchte das Männchen sofort, es zu besteigen. Wenn das Weibchen flüchtete, verfolgte das Männchen es unter Flügelschlagen, bis es ihm gelang aufzusteigen. Auf dem Rücken des Weibchens versuchte das Männchen, dessen Antennen zu umfassen (Abb. 24).

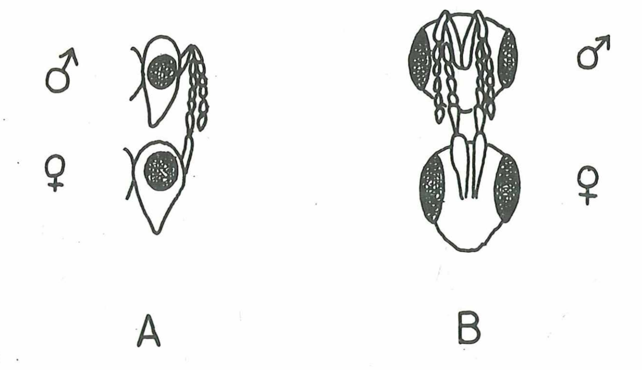


Abb. 24: Antennenkontakt bei der Balz von *Nesolynx phaesoma*
A von der Seite gesehen.
B von vorn gesehen.

Währenddessen schlug es in zwei bis drei Sekunden langen Schüben mit den Flügeln und trommelte mit den Mesothorakalbeinen auf den Körper des Weibchens. VAN DEN ASSEM & PUTTERS (1980) haben derartige von Männchen der Chalcidoidea hervorgerufene Vibrationen akustisch dargestellt und nachgewiesen, daß die Vibrationsmuster bis zu einem bestimmten Grad artspezifisch sind. Ihre Bedeutung beim Balzerfolg ist jedoch noch nicht vollständig erforscht.

Die Sequenz der Vibrationen mit Flügeln und Beinen wurde in der Regel zwei- bis dreimal wiederholt, bei ausbleibender Reaktion des Weibchens auch öfters. Normalerweise hob das Weibchen nach einer Balz von etwa fünf bis zehn Sekunden Dauer das Abdomen und gab somit das Bereitschaftssignal, was das Männchen veranlaßte, sich rückwärts zum Abdomen zu begeben und zu kopulieren. Die bei der Kopula eingenommene Position geht aus Abb. 25 hervor.

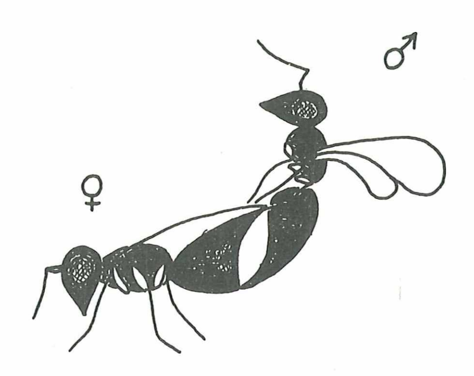


Abb. 25: Kopulationsstellung von *Nesolynx phaesoma*.

Die Kopula dauerte etwa eine Sekunde. Danach stieg das Männchen ab und begab sich sogleich auf die Suche nach einer neuen Partnerin. Die Balz von *N. phaesoma* ähnelt in ihrem gesamten Ablauf stark der von VAN DEN ASSEM & PUTTERS (1980) beschriebenen Balz von *N. albiclavus* (Kerrich).

Wenn mehrere Männchen anwesend waren, waren alle Weibchen nach wenigen Sekunden begattet. Als begattungswillige Weibchen knapp wurden, kam es zu heftigen Verdrängungskämpfen der Männchen. Dabei versuchte oft ein Rivale, ein schon aufgesessenes Männchen von der Seite her abzudrängen und ebenfalls das Weibchen zu besteigen. Nun versuchte jeder, den andern wegzuschieben. Im allgemeinen hatte das Männchen, das als erstes aufgesessen war, die stärkere Position. Es konnte in keinem Fall beobachtet werden, daß es dem Störer gelang zu kopulieren. Oft flüchtete das Weibchen, wenn das Gerangel zu heftig wurde, und ließ die

kämpfenden Kontrahenten allein zurück.

Schon begattete Weibchen flüchteten meist bei erneuter Werbung. Die Männchen verfolgten sie kurz und ließen dann ab, was darauf hindeutet, daß die Männchen begattete Weibchen von jungfräulichen (mittels Chemorezeption?) unterscheiden konnten.

Elasmus sp. (Eulophidae)

Elasmus sp. zeigte ein sehr komplexes Balz- und Paarungsverhalten. Paarungswillige Männchen folgten den Weibchen, die verzweigten Antennen nach vorne gestreckt und weit geöffnet, bis es ihnen gelang, sie zu besteigen. In einem Fall wurde beobachtet, wie ein Männchen vor dem Aufsteigen die Flügel des Weibchens mit seinen Antennen betrommelte und dann mit den Vorderbeinen an den Hinterbeinen des Weibchens scharrte. Auf dem Rücken des Weibchens nahm das Männchen dann stets eine Position ein, in der die Prothorakalbeine auf den Thorax oder die Knie der Mesothorakalbeine des Weibchens zu stehen kamen und die Metathorakalbeine auf die Flügel. Die Mesothorakalbeine wurden zunächst horizontal in die Luft gestreckt. Dann begann das Männchen, mit den Mesothorakalbeinen gegen die Knie der Mesothorakalbeine, den Thorax oder die Flügelkanten des Weibchens zu trommeln. Dies wurde begleitet von rhythmischen Schlägen mit den Antennen von oben nach unten. Dabei waren die Verzweigungen des 1. - 3. Segments des Funiculus oben eng zusammengefaltet und wurden während der Abwärtsbewegung weit geöffnet (Abb. 26).

Das Schlagen der Antennen ging fast unaufhörlich, während das Vibrieren der Flügel von etwa 2 - 20 Sekunden langen Pausen unterbrochen wurde. Das Trommeln mit den Beinen erfolgte in unregelmäßigen Abständen. Es schien keine rhythmische Koordination der drei beschriebenen Bewegungsabläufe zu bestehen, obwohl sie gleichzeitig stattfanden. Bei stärkerer Erregung streckte das Männchen die Mesothorakalbeine nahezu waagrecht in die Luft und stellte das Trommeln ein. Oft strich das Männchen auch mit einer oder beiden Antennen außen an den Antennen des Weibchens entlang zum Kopf hin. Wenn das Weibchen nach dieser

Werbung paarungswillig war, gab es mit erhobenem Abdomen das Bereitschaftssignal, worauf sich das Männchen nach hinten begab und binnen weniger Sekunden kopulierte.

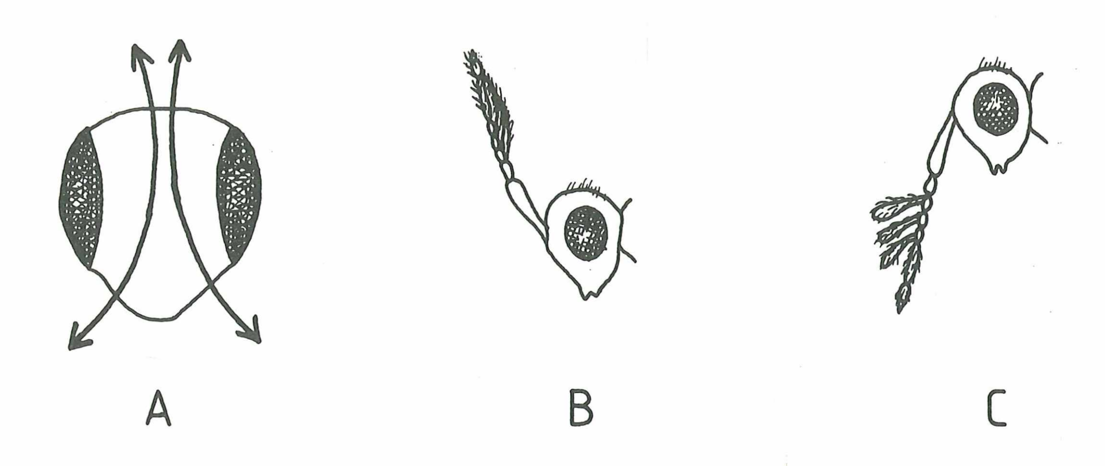


Abb. 26: Bewegung der Antennen des Männchens von *Elasmus* sp. während der Balz.
A Bewegungsrichtung der Antennenspitzen von vorn gesehen.
B Antenne mit zusammengelegten Verzweigungen in der oberen Position, von der Seite gesehen.
C Weit geöffnete Antenne in der unteren Position, ebenfalls von der Seite gesehen.

Nach erfolgter Kopula setzte das Männchen seine Bemühungen fort, oft beim selben Weibchen. Wenn diese Balzversuche keinen Erfolg zeigten, stieg das Männchen nach einiger Zeit ab, um es bald darauf wieder zu versuchen. Das konnte zwei bis drei Tage lang so weitergehen, bis das Weibchen begann, weitere Paarungsversuche abzuwehren. Dieses machte dann Putzbewegungen, die wohl ein Zeichen für mangelnde Paarungsbereitschaft sind. Wenn das Männchen seine Bemühungen weiterhin fortsetzte, wurden die Putzbewegungen heftiger, und schließlich führte das Weibchen die Hinterbeine bis zum Thorax vor, so daß das Männchen nach vorne hin abgestreift wurde.

Bei Männchenüberschuß wurde eine Reihe von außergewöhnlichen Kombinationen beobachtet. Gelegentlich versuchten die Männchen, einander gegenseitig zu besteigen und zu balzen, doch wurden sie bald abgeschüttelt. Oft wurden Männchen auf dem Rücken anderer Männchen gesehen, die ihrerseits auf dem Rücken eines Weibchens balzten. In diesem Fall wurde das obere Männchen vom unteren nicht beachtet, vermutlich, weil dieses zu beschäftigt war, und beide gaben sich ihrer Balz hin.

Oft kam es vor, daß Männchen Paare bei der Balz störten, indem sie sich von allen Seiten an sie herandrängten. Manchmal versuchte ein Männchen zu kopulieren, während ein anderes balzte, was aber nicht gelang, solange das Weibchen nicht das Bereitschaftssignal gab. Die Weibchen wurden bisweilen von drei Männchen gleichzeitig auf die beschriebene Weise bedrängt.

Elasmus sp. widmete viel mehr Zeit der Balz als alle anderen beobachteten Arten. Die Männchen blieben mindestens eine Woche lang paarungswillig. Ob es sich bei diesen Erscheinungen um Laborartefakte handelte, ist nicht bekannt. Doch erscheint es einleuchtend, daß die Enge der Plastikröhrchen, in denen die Beobachtungen stattfanden, dazu beitrug, daß die Männchen unaufhörlich ihre Instinkthandlungen ablaufen ließen. Im Freiland kann sich ein Weibchen unerwünschter Werbung immerhin durch Flucht entziehen.

Erstaunlich ist, daß das Balzverhalten von *Elasmus* sp.einige gemeinsame Züge mit dem der Pteromalide *Asaphes vulgaris* Walker hat (VAN DEN ASSEM, GIJSWIJT & NÜBEL 1980). Bei beiden Arten strecken die Männchen die Mesothorakalbeine waagrecht in die Luft und verbringen zumindest im Labor ganze Tage balzend. Auch das merkwürdige Phänomen, daß zwei Männchen gleichzeitig übereinander auf einem Weibchen balzen, konnte bei beiden Arten beobachtet werden. Die biologische Funktion dieses in zwei verschiedenen Familien vorkommenden ungewöhnlichen Verhaltens ist unklar.

Diskussion

Wie die sieben in diesem Abschnitt gebrachten Beispiele vor Augen führen, wird die Kopulation bei parasitischen Hymenopteren meist durch eine mehr oder weniger komplexe Balz eingeleitet, ohne die es nicht zur Begattung kommt. Einzig *H. truncatoides* machte, wie eingangs erwähnt, eine Ausnahme. Zwar kopulierten *Goniozus* sp. und *T lutea* gleich nach dem Schlüpfen ohne erkennbare Balz, doch ist ein Balzverhalten durchaus in ihnen angelegt und kommt bei Kopulationen zu späteren Gelegenheiten zum Vorschein, wie die Laborstudien zeigten. Vielleicht besteht in der besonderen Situation unmittelbar nach dem Schlüpfen keine Notwendigkeit, die Artzugehörigkeit durch bestimmte Verhaltensmuster darzulegen, da Paarungsirrtümer in diesem Moment sehr unwahrscheinlich sind. Daüberhinaus mag chemorezeptorische Wahrnehmung in vielen Fällen zum Erkennen des richtigen Geschlechtspartners beitragen.

Die Balz wird bei den meisten Arten durch auffällige Bewegungen des Männchens eingeleitet, die zunächst wohl Aufmerksamkeit erregen sollen. ORR & BORDEN (1983) weisen auf die Bedeutung optischer Faktoren (Bewegungen, Farben, Formen) bei der Partnerfindung hin. Typische Bewegungsmuster dieser Phase sind unruhiges Herumlaufen oder Springen (*Goniozus* sp.), Hin- und Herschaukeln oder Auf- und Abwippen des ganzen Körpers (*T lutea*, *Euplectrus* sp., *Goniozus* sp.) und Flügelschlagen (bei den meisten Arten). Diese Reaktionen werden primär durch vom Weibchen ausgehende chemische Reize ausgelöst (VAN DEN ASSEM & PUTTERS 1980).

Entscheidend für den Erfolg der Kopulation ist es, daß während der Balz die Kompatibilität der Partner sichergestellt wird (VAN DEN ASSEM 1970). Hierbei kommt es darauf an, Art und Geschlecht des Partners zu erkennen und in vielen Fällen den physiologischen Zustand des Weibchens (jungfräulich / begattet), da dieser oft eine wichtige Rolle in der Bereitschaft zur Kopulation spielt. Zu diesem Zweck verfügen parasitische Hymenopteren über eine mehr oder weniger komplexe

Kommunikation, die optische, chemorezeptorische und taktile Komponenten umfassen kann.

In der Regel ist das Weibchen der passive Partner und es obliegt dem Männchen, seine Identität durch ein bestimmtes Verhalten zu offenbaren und die Bereitschaft des Weibchens zur Kopula zu wecken. Bei *Goniozus* sp. trat ein bemerkenswerter Ausnahmefall auf, als ein offensichtlich paarungswilliges Weibchen durch die bloße Anwesenheit eines nicht balzenden Männchens seinerseits zur Balz angeregt wurde, doch führten diese Bemühungen nicht zum Erfolg.

Das Männchen führt die Balz entweder vor oder neben dem Weibchen aus (wie z.B. bei *Euplectrus* sp. und *Goniozus* sp.) oder aber auf dem Rücken des Weibchens (*T demodoci*, *S. bitinctus*, *N phaesoma* und *Elasmus* sp.). Die Parasiten, die auf dem Weibchen balzten, wiesen die komplizierteren Bewegungsabläufe auf. Wenn das Männchen vom Weibchen als Geschlechtspartner erkannt und akzeptiert worden war, sandte das Weibchen bei den meisten Arten ein leicht erkennbares Bereitschaftssignal aus, das unerläßliche Voraussetzung für das Gelingen der Kopula war (vgl. VAN DEN ASSEM 1974). Bei *Goniozus* sp. und *T lutea* konnte allerdings kein solches Signal des Weibchens an das Männchen eindeutig identifiziert werden. Es muß vorerst offenbleiben, wie bei diesen Arten das Männchen die Kopulationsbereitschaft des Weibchens erkennt.

An das Bereitschaftssignal, das in der Regel in einem Genitalpräsentieren bestand, schloß sich unverzüglich die Kopula an. Außer bei *S. bitinctus* wurde die Kopula beendet, indem das Männchen den Genitalkontakt löste; bei der genannten Art jedoch brachen die Weibchen die Begattung auf die oben beschriebene Weise abrupt ab. Häufig putzten sich beide Partner nach beendigter Kopula.

Nach vollzogener Kopula waren die Weibchen nicht mehr paarungswillig. Bei *Goniozus* sp. kehrte die Bereitschaft nach einiger Zeit zurück, vermutlich weil der Spermavorrat zu Ende ging. Bei

den übrigen Arten konnte nicht nachgewiesen werden, daß die Weibchen öfters als einmal im Leben kopulierten. In vielen Insektengruppen wird die Hemmung der Paarungsbereitschaft durch eine erfolgreiche Kopulation ausgelöst; bei der Pteromalide *Nasonia vitripennis* (Walker) ist das zweimalige Darbieten des Bereitschaftssignals der Faktor, der die Sperre beim Weibchen induziert (VAN DEN ASSEM & VISSER 1976).

Oft sind an der Balz nicht nur ein Männchen und ein Weibchen beteiligt, sondern die Anwesenheit zusätzlicher Männchen kann den Ablauf der Balz beeinflussen. Die Reaktion der Männchen aufeinander kann sehr verschiedener Art sein und hängt in erster Linie von der Fortpflanzungsbiologie der betreffenden Art ab. VAN DEN ASSEM, GIJSWIJT & NÜBEL (1980) haben den Versuch einer Klassifizierung von Interaktionen der Männchen einer Art unternommen und sechs Klassen unterschieden, die nachfolgend noch einmal kurz charakterisiert werden sollen:

1. "in the family": kein echter Wettbewerb um die Kopulation bei eng verwandten Männchen.
2. "scrambling": vor dem Schlüpfen der Weibchen werden Konkurrenten toleriert, danach verdrängt. Die Männchen sind untereinander weniger eng verwandt und operieren bei hoher Dichte als Konkurrenten.
3. "territorial": Die Männchen beanspruchen ein Territorium, in dem schlüpfende Weibchen erwartet werden; mittlere Dichte an Konkurrenten.
4. "pasha": starke Aggressivität, die zu Kämpfen mit tödlichem Ausgang führen kann.
5. "oportunistic": keine ersichtliche Reaktion der Männchen aufeinander. Wenn Männchen auf ein balzendes Paar treffen, kann es zum Versuch kommen, dem balzenden Männchen die Kopula wegzuschnappen. Die Männchen gehen einzeln vor.
6. "assault": normalerweise reagieren die Männchen nicht aufeinander, doch bei Annäherung eines Konkurrenten kann ein balzendes Männchen vom Weibchen absteigen und angreifen; in der Regel bei mittlerer Männchendichte ausgeprägt.

Diese Einteilung ist nicht statisch aufzufassen; es gibt gleitende Übergänge und Männchen-Interaktionen, die nicht auf eindeutige Weise in eines dieser Schemata passen, doch ist die Einteilung durchaus von Nutzen für eine Klassifizierung. Für die 3. ("territorial") und 4. ("pasha") Klasse wurde in vorliegender Arbeit kein Beispiel gefunden; die übrigen traten mehr oder weniger klar hervor.

Bei arrhenotoken gregären Parasiten, die Inzucht praktizieren, ist zu erwarten, daß ein großer Teil der Arten dem Verhaltensmuster "in the family" folgt, da es für die Fortpflanzung unerheblich ist, ob das eine oder andere pathenogenetisch erzeugte, d.h. genetisch identische Männchen die Weibchen begattet, und Konkurrenzkämpfe somit keinen Sinn hätten. Bei *T lutea*, *T demodoci*, *Euplectrus* sp. und *Goniozus* sp. verhielten sich die Männchen nicht aggressiv. Wenn mehrere Männchen zusammen waren, ließen sie einander unbehelligt balzen und kopulieren.

Jedoch gab es auch Ausnahmen von dieser Regel. *N. phaesoma* verhielt sich bei Weibchenüberschuß durchaus nach dem Muster "in the family", doch änderte sich die Situation, wenn begattungswillige Weibchen knapp wurden und erhöhte Konkurrenz unter den Männchen auftrat. Dann verhielten sich die Männchen nach dem Schema "scrambling", d.h. sie versuchten ständig, ihre Konkurrenten abzudrängen und an der Balz zu hindern. In Extremfällen zeigte das Verhalten Züge der Kategorie "assault", wenn balzende Männchen die Weibchen verließen, um mit Konkurrenten zu kämpfen. Da *N. phaesoma* eine binomische Männchenverteilung hat (siehe vorhergehender Abschnitt), ist die Konkurrenz der Männchen stärker ausgeprägt als bei Arten mit anders geregeltem Geschlechterverhältnis, wo die optimale Anzahl an Männchen in jeder Brut präsent ist.

Nach VAN DEN ASSEM, GIJSWIJT & NÜBEL (1980) ist die Klasse "oportunistic" solitären Parasiten vorbehalten. *S. bitinctus*, die einzige vorwiegend solitäre Art, paßt gut in dieses Schema. Männchen solitärer Parasiten, die sich zufällig bei einem

Weibchen treffen, sind normalerweise nicht miteinander verwandt. Jeder versucht, für sich das Beste aus der Situation zu machen, ohne daß die Konkurrenz so stark ausgeprägt ist, daß es zu Kämpfen käme. Bemerkenswert ist nun, daß der Gregärparasit *Elasmus* sp. die Merkmale dieser Kategorie aufwies, vor allem bei niedriger Konkurrenz. Für einen gregären Parasiten ist es biologisch wenig sinnvoll, daß die Männchen ihre Energie in Konkurrenzkämpfen um die Begattung ihrer Schwestern vergeuden. Diese Erscheinung kann nur als mangelnde Anpassung gedeutet werden und stützt die schon vorher geäußerte Vermutung, daß es sich bei der Art um eine relativ primitive Form eines gregären Parasiten handelt. Bei steigender Konkurrenz nahmen die Interaktionen der Männchen eher die Form von "scrambling" an.

Beobachtungen zum Paarungsverhalten können wertvolle Hinweise für biosystematische Zwecke geben, indem sie Hilfen bei der Unterscheidung morphologisch schwer charakterisierbarer Arten sein oder Verwandtschaftsbeziehungen von Arten erhellen können (vgl. VAN DEN ASSEM & POVEL 1973; VAN DEN ASSEM, IN DEN BOSCH & PROOY 1982 und VAN DEN ASSEM, GIJSWIJT & NÜBEL 1982).

Abschlußdiskussion

Die Bedeutung einheimischer Parasiten von Schadinsekten im integrierten Pflanzenschutz wird oft unterschätzt. So werden ganze integrierte Pflanzenschutzkonzepte entwickelt ohne die geringste Kenntnis der natürlichen Gegenspieler der Schädlinge im Feld (Parasiten, Prädatoren, Pathogene). Wenn diese nützlichen Organismen nicht ihren Platz in einem integrierten Pflanzenschutzprogramm finden, läßt man zuverlässige und vor allem kostenlose Begrenzungsfaktoren der Schadorganismen außer Acht und arbeitet unter Umständen gegen sie.

Der erste Schritt zur Kenntnis der Parasiten und anderer Nützlinge ist die Inventarisierung der vorhandenen Arten. Die dabei gewonnenen Informationen sind wichtige Voraussetzungen zur sinnvollen Planung von Maßnahmen wie z.B. der Einfuhr und Freilassung von Parasiten aus fremden Faunengebieten. Bei der mit hohen Kosten verbundenen Einfuhr von Parasiten sollte stets darauf geachtet werden, daß die importierten Parasiten die vorhandene Fauna ergänzen. So sollten z.B. gegen Schädlingsarten, von denen wirksame lokale Puppenparasiten bekannt sind, bevorzugt Ei- und Larvenparasiten und nicht weitere Puppenparasiten importiert werden, es sei denn, deren Effizienz ist höher als die der lokal vorhandenen.

In einem Land wie den Kapverden, das sich aus verschiedenen Inseln zusammensetzt, ist es sinnvoll, die Inventarisierung für die einzelnen Inseln getrennt vorzunehmen, da durchaus Unterschiede in der Faunenzusammensetzung der einzelnen Regionen (= Inseln) bestehen können. Die Inventarisierung der Parasiten schädlicher Lepidopteren in vorliegender Arbeit (siehe Abschnitt 3.2) bezieht sich im wesentlichen auf die Insel Santiago. Einblicke in die Parasitenfauna einiger anderer Inseln konnten nur bei gelegentlichen kurzen Besuchen gewonnen werden und ergeben noch kein zusammenhängendes Bild.

Wichtige Informationen zur Häufigkeit und Effizienz von Parasi-

ten können aus der Überwachung der Parasitierung von Schadinsekten im Feld gewonnen werden. Die in den vorangegangenen Kapiteln angeführten Beispiele für Parasitierungsraten von *D zonata*, *T lutea*, *T demodoci*, und *Euplectrus* sp. im Feld zeigen, daß Parasitierungsraten von über 30 % keineswegs selten sind, und daß Eiparasiten oft auf Werte bis gegen 90 % kommen. Dies mag verdeutlichen, welche Bedeutung diesen Antagonisten bei der Dezimierung von Schadlepidopteren zukommen kann. Es gibt Beispiele, daß einheimische Parasiten höhere Parasitierungsraten aufwiesen als importierte; so übertraf z.B. in einer Aufsammlung aus Ribeira do Mangue vom Mai 1984 die Zahl der aus *P xylostella* geschlüpften einheimischen *Apanteles* sp. die Zahl der importierten *C vestalis* um das Vierfache (VAN HARTEN, pers. Mitteilung).

Von gleicher Bedeutung wie die Kenntnisse zur Verbreitung und Häufigkeit einheimischer Parasiten sind detaillierte Kenntnisse des Wirtsspektrums. Monophage Parasiten wie *G halli* und *T demodoci* oder relativ spezialisierte wie *Euplectrus* sp. sind stark vom Auftreten einzelner Lepidopterenarten abhängig. Polyphage Parasiten hingegen, wie *D. zonata*, *T lutea* und *Goniozus* sp. können leicht von einem Wirt auf den andern überwechseln und aus der spontanen Vegetation schnell in Kulturflächen einwandern, was bei dem diskontinuierlichen Anbau der Kulturen und der eher marginalen Bedeutung der Landwirtschaft auf den Kapverden von hoher Bedeutung ist.

Tiefere Einblicke in die Parasitenbiologie können durch Laborstudien genommen werden. Studien des Zyklus, der Eizahl, der Reproduktionsbiologie, etc., geben einen Eindruck vom Vermehrungspotential eines Parasiten, das in manchen Fällen außerordentlich hoch sein kann, wie sich bei *G halli* herausstellte, deren Weibchen an die 5.000 Eier ablegen (vgl. 4.2.1) Jedoch ist das Eipotential allein nicht ausschlaggebend, vor allem, wenn die Eier so abgelegt werden, daß ein großer Teil nicht zur Entwicklung kommen kann. Bei Parasiten wie *G halli* ist der Parasitierungserfolg in starkem Ausmaß von der Wirtsdichte abhängig. Bei vielen parasitischen Hymenopteren erhöhen Anpas-

sungen der Geschlechterverhältnisse an die Lebensweise die Reproduktionskapazität beträchtlich, wodurch Männchen zugunsten der für die Fortpflanzung wertvolleren Weibchen eingespart werden können (vgl. 4.2.7).

Untersuchungen von Biologie und Verhalten, wie z.B. Wirtsspektrum, Parasitierungs-, Balz- und Paarungsverhalten tragen zur Erweiterung biosystematischer Kenntnisse bei, die in der biologischen Schädlingsbekämpfung von großer Wichtigkeit sind. GORDH (1977) diskutiert den Stellenwert der Biosystematik bei der Identifizierung von Parasiten, welche in vielen Fällen aufgrund ausschließlich morphologischer Merkmale nicht zufriedenstellend durchgeführt werden kann. In der Arbeit von GORDH ist ein instruktives Beispiel enthalten, das aufzeigt, wie die falsche Bestimmung eines Parasiten jahrelang die Arbeit eines biologischen Schädlingsbekämpfungsprojekts auf Barbados lähmte. *Euplectrus* sp. mag als Beispiel für eine kapverdische Art dienen, die wegen ihrer morphologischen Merkmale zunächst als *E. laphygmae* angesprochen wurde; doch wurde der Irrtum nach biologischen Studien erkannt, da *Euplectrus* sp. ausschließlich Plusiinae parasitierte, *S littoralis* aber ablehnte. Letztere Art ist ein bevorzugter Wirt von *E laphygmae*, der von GERLING & LIMON (1976) zur Laborzucht verwendet wurde.

Bei genauer Kenntnis der Biologie und des Verhaltens einheimischer Parasiten lassen sich diese in die integrierte Bekämpfung einbeziehen. Dazu ist Voraussetzung, daß Maßnahmen der integrierten Schädlingsbekämpfung mit selektiven Produkten auf nützlingsschonende Weise durchgeführt werden.Bioinsektizide auf der Basis von *B thuringiensis*, Baculoviren oder insektenpathogene Pilze sind dafür ebenso geeignet wie selektive synthetische Produkte. Nähere Angaben zur Kompatibilität von Insektenpathogenen und Parasiten finden sich in dem Übersichtsartikel von JAQUES & MORRIS (1981) und in Abschnitt 3.4 der vorliegenden Arbeit. Aus ihnen geht hervor, daß Insektenpathogene in der Regel sehr gut mit Parasiten verträglich sind und direkte Schädigungen selten auftreten. Biologische Bekämpfung mit importierten Nützlingen verträgt

sich ebenfalls gut mit dem Schutz der bestehenden Parasitenfauna, wenn man bei der Einfuhr fakultativer Hyperparasiten Vorsicht walten läßt.

Die Einsatzmöglichkeiten lokaler Parasiten gehen selbstverständlich weit über deren bloßen Schutz hinaus. Parasiten können im Labor gezüchtet und an Orten, wo sie nicht gefunden wurden, freigelassen werden. Gerade ein Inselstaat wie die Kapverden bietet sich für solche Maßnahmen an. So wurde im Januar 1985 der Eiparasit *T demodoci* von Santiago nach Santo Antão verbracht, wo er bei drei vorangegangenen Besuchen niemals gefunden worden war. *A. hemara* ist auf Santiago ein relativ häufiger Parasit von *H recurvalis* auf *Amaranthus* sp. Auf Sal, wo *H recurvalis* beträchtliche Schäden an Roter Bete verursacht, konnte dieser Parasit bislang nicht nachgewiesen werden, so daß eine Einfuhr auf diese Insel lohnenswert erscheint.

Im Verlauf der Laborzucht zeigt sich, ob eine Massenzucht durchführbar ist, was bei einigen untersuchten Parasiten ohne weiteres möglich sein dürfte. Eine funktionierende Wirtszucht vorausgesetzt, könnte jedes Weibchen von *G halli* im Labor Hunderte von Nachkommen hervorbringen, indem man die Weibchen nach dem Ausreifen der Eier abtötet, diese herauspräpariert, in künstliches Nährmedium einrührt und den Wirtsraupen verfüttert. Eine ähnliche Methode wurde von SIMMONDS (1958) mit Erfolg bei der Tachine *Palpozenillia palpalis* (Aldrich) angewendet. Wegen der Schwierigkeiten mit der Zucht von *H armigera* konnte diese Methode nicht praktisch erprobt werden. Massenzuchten von Eiparasiten wie *T lutea* sind ebenfalls leicht zu bewerkstelligen, zumal da die Methoden schon ausgearbeitet sind (SCHWARTZ 1977). Doch sind auf den Kapverden derzeit die Möglichkeiten zur Realisierung von Massenzuchten begrenzt und es sollte weniger arbeitsaufwendigen Methoden der Vorzug gegeben werden.

Nicht außer Acht gelassen werden sollte die Möglichkeit des Austauschs geeigneter lokaler Parasiten zur biologischen Bekämpfung mit internationalen Institutionen. Dieser Tausch

bietet sich an, weil sich ein Land wie die Kapverden kommerziell vertriebene Nützlinge auf die Dauer wegen der hohen Kosten nicht leisten kann. Daß kapverdische Parasiten in der biologischen Schädlingsbekämpfung konkurrenzfähig sind, steht außer Frage. So wurde z.B. *T lutea* in Südafrika erfolgreich zur Bekämpfung von *C leucotreta* eingesetzt (SCHWARTZ 1977, 1980).

Über andere einheimische Parasiten liegen zwar keine internationalen Erfahrungen vor, doch wurden nahe verwandte Arten mit ähnlicher Biologie erfolgreich zur Bekämpfung von Schadlepidopteren in verschiedene Länder importiert. Ein Beispiel für eine monophage Tachine mit mikrotypen Eiern, vergleichbar mit *G halli*, ist *C albicans*, die in Kanada zusammen mit fünf anderen Parasiten gegen den Kleinen Frostspanner (*Operophtera brumata* L.) aus Europa eingeführt wurde. *C albicans* und eine Ichneumonide konnten sich etablieren und halten zusammen die Population des ebenfalls aus Europa eingeschleppten Forstschädlings auf einem niedrigen Niveau (SECHSER 1970; EMBREE 1971)

Die mit *Euplectrus* sp. nahe verwandte Art *E laphygmae* wurde vor fünfzehn Jahren in Israel gegen *S littoralis* aus Ostafrika eingeführt (GERLNG & LIMON 1976).In der Arbeit von GERLING & LIMON sind weitere Beispiele für den Einsatz von *Euplectrus* spp. in der biologischen Schädlingsbekämpfung angegeben. Eines der jüngsten Beispiele ist die Einfuhr und Etablierung von *E puttleri* Gordh aus Südamerika in die Vereinigten Staaten (PUTTLER, GORDH & LONG 1980)

In den letzten Jahren wurden auch zunehmend Bethyliden in der biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt. So wurden in Kalifornien *Goniozus aethiops* Evans gegen *P gossypiella* (GORDH & EVANS 1976) und *G. emigratus* (Rohwer) und *G legneri* Gordh gegen Orangenschädlinge importiert (LEGNER & SILVEIRA-GUIDO 1983). Auch auf die Kapverden wurde vor kurzem eine aus Trinidad stammende Bethylide, *Parasierola* sp., eingeführt, erfolgreich im Labor gezüchtet und zu Tausenden freigelassen. Die

einheimische Bethylide, *Goniozus* sp., parasitiert eine Reihe von schädlichen Mikrolepidopteren und ist leicht im Labor zu züchten, so daß sie ein vielversprechender Kandidat für einen Parasitenaustausch ist.

Viele weitere Arten einheimischer Parasiten, die eine wichtige Rolle im Feld spielen und auch über die Kapverden hinaus Anwendung in der biologischen Bekämpfung von Schadlepidopteren finden könnten, sind noch wenig oder gar nicht untersucht, so vor allem die Braconiden *Apanteles* spp. *Bracon* spp., u.a., so daß auf diesem Gebiet noch wertvolle Forschungsarbeit geleistet werden kann.

6 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit vereint Feld- und Laborstudien von Parasiten schädlicher Lepidopteren auf den Kapverden. Die auf den verschiedenen Kulturen des Trockenfeldbaus und des bewässerten Anbaus sowie den Obstkulturen auftretenden Schadlepidoteren bleiben in der Artenzahl weit hinter denen des benachbarten afrikanischen Festlands zurück. Auch die Zahl der bisher auf ihnen gefundenen Parasiten (5 Tachinen und wenig mehr als 20 Hymenopteren) spiegelt die Artenarmut der kapverdischen Entomofauna wider. Diesen Parasitenarten kommt jedoch eine große praktische Bedeutung zu, da sie nicht selten hohe Parasitierungsraten aufweisen, die bei den Eiparasiten bis gegen 100 % gehen können.

Als Beispiel für die Möglichkeit zur Einbeziehung der heimischen Nützlinge in die integrierte Schädlingsbekämpfung wurde ihre Kombinationsmöglichkeit mit selektiven Insektiziden ausgewählt. Dazu wurde die Wirkung der biologischen Insektizide ELCAR und THURICIDE auf das Überleben von Imagines der beiden Tachinen *Goniophthalmus halli* und *Drino zonata* bei oraler Aufnahme, sowie die Wirkung eines Neemsamenextraktes auf Parasitierung, Entwicklung und Überleben der Eulophide *Euplectrus* sp. in Laborversuchen studiert. Alle getesteten Präparate erwiesen sich als nützlingsschonend.

Die Biologie einiger ausgewählter Parasiten wurde in Feld- und vor allem Laborstudien eingehend untersucht. Der Beitrag zur Biologie der Tachine *G halli* enthält neben einer Darstellung des Lebenszyklus eine Untersuchung des Eiablageverhaltens. Diese solitäre Tachine legt ihre mikrotypen Eier auf die Futterpflanzen von *Heliothis armigera*, ihrem einzigen Wirt, wo sie von diesem zusammen mit der Nahrung aufgenommen werden. Bei der Eiablage wird *G. halli* von optischen und olfaktorischen Reizen geleitet, die sowohl vom Wirtshabitat ausgehen als auch von Spuren der Anwesenheit der Wirtsraupen.

Die Tachine *D zonata* ist ein polyphager Parasit der Raupen von Lepidopteren aus den verschiedensten Familien. Einer Wirtsliste folgt die Beschreibung des Zyklus und des Parasitierungsverhaltens. Es ließ sich keinerlei Spezialisierung auf Raupen mit einer bestimmten Lebensweise feststellen. Die ovolarviparen Weibchen legen ihre Eier auf das Integument der Wirte, in das sich die Larven kurze Zeit nach der Ablage einbohren. Bei der Fernorientierung von *D zonata* scheint das Wirtshabitat ausschlaggebend; für die Parasitierung selbst sind Bewegungsreize der Wirtsraupen auslösend. Auf das Abwehrverhalten einer Reihe von Raupen gegen die Angriffe der Tachine wird kurz eingegangen.

Die Wirtsliste der polyphagen *Trichogrammatoidea lutea* enthält mehrere vorher nicht bekannte Wirte dieses im Feld häufigen und als Gegenspieler von Schadlepidopteren wichtigen Eiparasiten aus der Familie Trichogrammatidae. Neben der Beschreibung des Zyklus werden Anpassungen der Brutgröße und des Geschlechterverhältnisses an die unterschiedliche Größe der verschiedenen Wirtseier aufgezeigt.

Im Gegensatz zur vorigen Art ist die Scelionide *Telenomus demodoci* ein streng monophager Eiparasit von *Papilio demodocus*. Der Darstellung der Häufigkeit im Feld folgt eine kurze Beschreibung der Biologie.

Die Eulophide *Euplectrus* sp. ist ein gregärer Ektoparasit der Raupen von Plusiinae. Außer dem Lebenszyklus wird das Parasitierungsverhalten wiedergegeben. Die Parasitenweibchen lähmen ihre Wirte bei der Eiablage vorübergehend und legen die Eier dann bevorzugt an Stellen, wo sie die Raupe nicht wieder mit den Mandibeln entfernen kann. Ein vom Parasitenweibchen injizierter entwicklungshemmender Faktor verhindert weitere Häutungen des Wirts und führt unweigerlich zu dessen Tod.

Goniozus sp. (Bethylidae) ist ein polyphager, gregärer Ektopararasit der Raupen von Mikrolepidopteren, der seine Wirte vor der Eiablage irreversibel lähmt. Allen seinen Wirten ist

eine verborgene Lebensweise in Blattgespinsten, Früchten, etc., gemeinsam. Nach der Eiablage bleiben die Weibchen bei ihrem Nachwuchs, in den meisten Fällen bis zur Verpuppung, ohne jedoch echte Brutpflege zu praktizieren.

Die Geschlechterverhältnisse von sechs gregären parasitischen Hymenopteren wurden analysiert, wobei sich herausstellte, daß sie bei fünf Arten zugunsten der Weibchen verschoben waren. Lediglich bei *Elasmus* sp. war das Geschlechterverhältnis ausgewogen. Bei *Nesolynx phaesoma* lag eine binomische Verteilung vor, während bei *Euplectrus* sp., *T demodoci* und *T lutea* eine nicht binomische Verteilung nachgewiesen wurde. Die Geschlechterbestimmung dieser drei Arten ist darauf ausgelegt, möglichst viele Weibchen zu produzieren und gleichzeitig eine vollständige Begattung durch Inzucht zu gewährleisten. Ein wichtiges Instrument zur Erreichung dieses Ziels ist das Beibehalten einer bestimmten Eiablagesequenz, die zwangsläufig die beobachteten Geschlechterverhältnisse hervorbringt. Dieses bislang kaum untersuchte Phänomen konnte anhand umfangreicher Feldaufsammlungen näher untersucht werden. Bei *Goniozus* sp. ist dieses Verfahren soweit perfektioniert, daß die Zahl der Männchen unabhängig von der Brutgröße konstant bei eins gehalten wird und sich das Geschlechterverhältnis infolgedessen mit der Brutgröße gleitend verändert.

Das Balz- und Paarungsverhalten von sieben parasitischen Hymenopterenarten (*T lutea*, *Elasmus* sp., *Euplectrus* sp., *N phaesoma*, *Stenomesius bitinctus*, *T demodoci* und *Goniozus* sp.) wurde beschrieben und der Versuch einer Klassifizierung hinsichtlich des Konkurrenzverhaltens zwischen den Männchen unternommen. Das Ausmaß der Aggressivität steht in enger Beziehung zur Reproduktionsbiologie (Art und Weise der Parasitierung, Geschlechterverhältnis, etc.) Bei den gregären Parasiten herrschte Weibchenüberschuß und Inzucht vor.

Im Anschluß an die Darstellung der Untersuchungsergebnisse werden Einsatzmöglichkeiten lokaler Parasiten in der biologischen Schädlingsbekämpfung diskutiert.

7 Danksagung

Allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, gilt mein aufrichtiger Dank:

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Fred Klingauf, für das in mich gesetzte Vertrauen und die bei der Gestaltung des Themas gewährte Freiheit und Unterstützung.

Herrn Prof. Heinz Schmutterer, Universität Gießen, für die tatkräftige Hilfe bei der überwindung administrativer Schwierigkeiten, Beratung und die übernahme des Koreferats.

Herrn Prof. Alfred Buschinger, der sich als Referent des Fachbereichs Biologie der Technischen Hochschule Darmstadt zur Verfügung stellte.

Meinem Freund Antonius van Harten, Projecto Luta Integrada, São Jorge, für die praktische Unterstützung, Beratung und anregende wissenschaftliche Diskussion, sowie die Mithilfe zur Erarbeitung eines Teils der Daten zu Abschnitt 4.2.7.

Dem Direktor des Centro de Estudos Agrários in São Jorge, Herrn Ing. Horácio Soares, für die Stellung des Arbeitsplatzes und der Ausrüstung des integrierten Pflanzenschutzlabors, sowie das große Verständnis, das er der Durchführung dieser Arbeit auf den Kapverden entgegenbrachte.

Frau Ing. Maria Luisa Lobo, CEA São Jorge, für die vielfältige Unterstützung und ihr intensives Interesse am Fortgang der Arbeit.

Herrn Dr. K. Carl, CIBC Delémont, Schweiz, für zahlreiche kritische Anmerkungen, Anregungen und Ratschläge.

Den Angestellten des Projekts Luta Integrada in São Jorge für ihre Mitarbeit bei der praktischen Durchführung meiner Arbeit.

Allen Kollegen, die Bestimmungen von Schadlepidopteren, Parasiten und Pathogenen durchführten, namentlich:

Herrn Dr. C. van Achterberg, Leiden, Holland (Braconidae)
Herrn Dr. J.D. Bradley, London, England (Mikrolepidopteren)
Herrn M.J. Gijswijt, Ankeveen, Holland /Eulophidae, Pteromalidae)
Herrn Dr. G. Gordh, Riverside, USA (Bethylidae)
Herrn Dr. B. Herting, Stuttgart (Tachinidae)
Herrn Dr. J. Huber und Herrn Dr. A. Huger, Darmstadt (insektenpathogene Viren und Bakterien)
Herrn Dr. L.P. Mesnil, Delemont, Schweiz (Tachinidae)
Herrn Dr. H. Nagaraja, Manila, Philippinen (Trichogrammatidae)
Herrn Dr. J. Papp, Budapest, Ungarn (Braconidae)
Herrn B. Traub, Karlsruhe (Makrolepidopteren)
Herrn Dr. G. Zimmermann, Darmstadt (insektenpathogene Pilze).

Herrn J. Contente, Oeiras, Portugal, für das Anfertigen der Farbtafeln.

Herrn Dr. A. Huger, Darmstadt, für die EM-Aufnahmen der insektenpathogenen Viren.

Vorliegende Arbeit konnte nur verwirklicht werden dank eines Stipendiums der Deutschen Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn.

8 Literatur

Achan, P.D.; K.C. Mathur; P.R. Dharmadhikari & T.M. Manjunath (1968) Parasites of *Heliothis* spp. in India. *Tech. Bull Comm Inst Biol Contr 10*, 129 - 149.

Achterberg, C. van (1979) A Revision of the Subfamily Zelinae auct. (Hymenoptera, Braconidae) *Tijdschr Entom. 122*, 241 - 479.

Anonymus (1980) *MICHEL-Farbenführer*, 31. Auflage, München, 17 Seiten.

Anonymus (1981) *Relatório de Actividades*. MDR, Direcção de Produção e Protecção Vegetal, Praia, 29 Seiten (Jahresbericht)

Anonymus (1982) *Round Table of Development Partners*. Agricultural Sector, Praia (Tagungsbericht)

Assem, J. van den (1970) Courtship and Mating in *Lariophagus distinguendus* (Först.) Kurdj. (Hymenoptera, Pteromalidae). *Neth J Zool 20*, 329 - 352.

Assem, J. van den (1974) Male Courtship Patterns and Female Receptivity Signal of Pteromalinae (Hym., Pteromalidae), with a Consideration of Some Evolutionary Trends and a Comment on the Taxonomic Position of *Pachycrepoideus vindemiae*. *Neth. J Zool 24*, 253 - 278.

Assem, J. van den (1975) Temporal Patterning of Courtship Behaviour in Some Parasitic Hymenoptera, with Special Reference to *Melittobia acasta*. *J Ent* (A) *50*, 137 - 146.

Assem, J. van den; H.A.J. in den Bosch & E. Prooy (1982) *Melittobia* Courtship Behaviour: a Comparative Study of the

Evolution of a Display. *Neth. J Zool* *32*, 427 - 471.

Assem, J. van den; M.J. Gijswijt & B.K. Nübel (1980) Observations on Courtship- and Mating Strategies in a Few Species of Parasitic Wasps (Chalcidoidea) *Neth. J Zool* *30*, 208 - 227

Assem, J. van den; M.J. Gijswijt & B.K. Nübel (1982) Characteristics of Courtship and Mating Behaviour Used as Classificatory Criteria in Eulophidae - Tetrastichinae (Hymenoptera), with Special Reference to the Genus *Tetrastichus* s.l. *Tijdschr Entom.* *125*, 205 - 220.

Assem, J. van den; F. Jachmann & P. Simbolotti (1980) Courtship Behaviour of *Nasonia vitripennis* (Hym., Pteromalidae) Some Qualitative, Experimental Evidence for the Role of Pheromones. *Behaviour* *75*, 301 - 307.

Assem, J. van den & G.D.E. Povel (1973): Courtship Behaviour of Some *Muscidifurax* Species (Hym., Pteromalidae) a Possible Example of a Recently Evolved Ethological Isolating Mechanism. *Neth. J Zool* *23*, 465 - 487.

Baronio, P. & G. Campadelli (1976) Ciclo biologico di *Gonia cinerascens* Rond. (Dipt. Tachinidae) allevata in ambiente condizionato sull' ospite di sostituzione *Galleria mellonella* (Lep. Galleriidae). *Boll Ist. Ent Univ Bologna* *34*, 35 - 54.

Bartel, H. (1976) *Statistik II*, 2. Auflage, Stuttgart, New York, 202 Seiten.

Bennett, F. (1960) Parasites of *Ancylostomia stercorea* (Zell.), (Pyralidae, Lepidoptera) a Pod borer Attacking Pigeon pea in Trinidad. *Bull Ent Res* *50*, 737 - 757.

Bhatnagar, V.S. & J.C. Davies (1978) *Cropping Entomology*. Report of Work. ICRISAT, Hyderabad, 30 Seiten.

Bosque, C. & J.E. Rabinovich (1979) Population Dynamics of *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a Parasite of Chagas' Disease Vectors. VII. Oviposition Behaviour and Host Discrimination. *Can. Ent* *111*, 171 - 180.

Chevalier, A. (1935) Les Iles du Cap Vert. Flore de l'Archipel. *Revue Botan Appliquée 15*, 733 - 1.090.

Clausen, C.P. (1940) *Entomophagous Insects*. New York & London, 688 Seiten.

Cochereau, P. (1974) Complexe parasitaire, en Nouvelle-Calédonie, d'un papillon piqueur des fruits: *Othreis fullonia* Clerck (Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae) *Cah ORSTOM, sér Biol 25*, 35 - 65.

Crosskey, R.W. (edit.) (1980) *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. British Museum (Natural History), London, 1.437 Seiten

Cushman, R. & G. Gordh (1976) Biological Investigations of *Goniozus columbianus* Ashmead, a Parasite of the Grape berry moth, *Paralobesia viteana* (Clemens) (Hymenoptera: Bethylidae). *Proc. Entomol Soc Washington 78*, 451 - 457.

Embree, D.G. (1971): The Biological Control of the Winter moth in Eastern Canada by Introduced Parasites. Seiten 217 - 226 in: Huffacker, C.B. (edit.) *Biological Control*, New York & London.

Fergusson, N.D.M. (1983) A Review of the Genus *Platytelenomus* Dodd (Hym., Proctotrupoidea) *Ent Month. Mag 119*, 199 - 206.

Ferrière, C. (1960) Chalcidiens des îles du Cap Vert. *Soc Scient Fenn. Comm. Biol 23*, 3, 18 Seiten.

Franz, J.M. & J. Voegele (1974) Les Trichogrammes en vergers. *Les organismes auxiliaires en verger de pommiers*. OILB / SROP, 201 - 210.

Geisthardt, M. (1984) Zur Kenntnis der Käfer der Kapverden. Ergebnisse der Sammelreise 1982 (Insecta: Coleoptera) *Cour Forsch -Inst Senckenberg 68*, 57 - 94.

Gerling, D. & S. Limon (1976) A Biological Review of the Genus *Euplectrus* (Hym. Eulophidae) with Special Emphasis on *E laphygmae* as a Parasite of *Spodoptera littoralis* (Lep. Noctuidae) *Entomophaga 21*, 179 - 187

Girling, D.J (1977) *Parasierola* sp. (Hym., Bethylidae), a Parasite of *Eldana saccharina* Wlk. (Lep., Pyralidae) *Ent Month Mag 113*, 211 - 212.

Grechkanev, O.M. & N.L. Maksimova (1980) (Effect of Enterobactin) *Zashch Rast 8*, 36 (russisch).

Green, R.F. (1980) Three Comments on the Sex Ratio in Arrhenotokous Animals. *Tech Report 65*, Dep. Statistics. University of California, Riverside, 25 Seiten.

Green, R.F.; G. Gordh & A.B. Hawkins (1982) Precise Sex Ratios in Highly Inbred Parasitic Wasps. *Am. Nat 120*, 653 - 665.

Gordh, G. (1976) *Goniozus gallicola* Fouts, a Parasite of Moth Larvae, with Notes on Other Bethylids (Hymenoptera: Bethylidae; Lepidoptera: Gelechiidae). *USDA Tech. Bull 1524*, 27 Seiten.

Gordh, G. (1977) Biosystematics of Natural Enemies. Seiten 125 - 148 in: Ridgway, R.L. & S.B. Vinson (edit.) *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies*. New York & London, 480 Seiten.

Gordh, G. & H.E. Evans (1976) A New Species of *Goniozus* Imported into California from Ethiopia for the Biological Control of Pink bollworm and Some Notes on the Taxonomic Status of *Parasierola* and *Goniozus* (Hymenoptera: Bethylidae). *Proc. Entomol Soc Washington 78*, 479 - 489.

Gordh, G.; J.B. Woolley & R.A. Medved (1983) Biological Studies on *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethylidae) a Primary External Parasite of the Navel orangeworm *Amyelois transitella* and Pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Pyralidae, Gelechiidae). *Contrib. Amer Ent Inst 20*, 433 - 468.

Hamilton, W.D. (1967) Extraordinary Sex Ratios. *Science 156*, 477 - 488.

Harten, A. van & A. Miranda (in Vorbereitung) Dois anos de combate biológico de pragas em Cabo Verde, com algumas considerações sobre parasitas locais.

Hedqvist, K.-J. (1965) Braconidae from the Cape Verde Islands. *Soc Scient Fenn. Comm. Biol 28*, 2, 28 Seiten.

Herting, B. (1958) Tachinidae (Dipt.) von den Kapverdischen und Kanarischen Inseln. *Soc Scient. Fenn. Comm. Biol 18*, 7, 7 Seiten.

Herting, B. (1960) Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen Dipt., Tachinidae. *Monografien zur angew. Entomologie 16*, 188 Seiten.

Herting, B. & F.J. Simmonds (1976) *A Catalogue of Parasites and Predators of Terrestrial Arthropods*, Section A, Volume 7, CAB, 221 Seiten.

Herting, B. & F.J. Simmonds (1980) *A Catalogue of Parasites and Predators of Terrestrial Arthropods*, Section B, Volume 1, CAB, 178 Seiten.

Jaques, R.P. & O.N. Morris (1981) Compatibility of Pathogens with Other Methods of Pest Control and with Different Crops. Seiten 695 - 715 in: Burges, H.D. (edit.) *Microbial Control of Pests and Plant Diseases 1970 1980.* London & New York, 949 Seiten.

Joshi, B.G.; G. Ramaprasad & S. Sitaramaiah (1982) Effect of a Neem Kernel Suspension on *Telenomus remus*, an Egg Parasite of *Spodoptera litura*. *Phytoparasitica 10*, 61- 63.

Kahrer, A. (1984) Das Schlüpfen der Larven von *Elodia morio* (Fall.) (Tachinidae, Diptera) aus ihren mikrotypen Eiern im Darm der Wirtsraupen und unter künstlichen Bedingungen. *Z ang Ent 97* 95 - 101.

Kfir, R. (1982) Reproduction Characteristics of *Trichogramma brasiliensis* and *T lutea*, Parasitizing Eggs of *Heliothis armiger*. *Ent exp & appl 32*, 249 - 255.

Kishitani, Y. (1961) Observations on the Egg-Laying Habit of *Goniozus japonicus* Ashmead (Hymenoptera, Bethylidae). *Kontyû 29*, 175 - 179.

Klomp, H. & B.J. Teerink (1962) Host Selection and Number of Eggs per Oviposition in the Egg-Parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. *Nature 195*, 1.020 - 1.021.

Klomp, H. & B.J. Teerink (1978) The Elimination of Supernumerary Larvae of the Gregarious Egg-Parasitoid *Trichogramma embryophagum* (Hym. Trichogrammatidae) in Eggs of the Host *Ephestia kuehniella* (Lep. Pyralidae). *Entomophaga 23*, 153 - 159.

Kühne, H. & G. Becker (1974) Zur Biologie und Ökologie von *Scleroderma domesticum* Latreille (Bethylidae, Hymenoptera), einem Parasiten holzzerstörender Insektenlarven. *Z ang Ent 76*, 278 - 303.

Legner, E.F. & A. Silveira-Guido (1983) Establishment of *Goniozus emigratus* and *Goniozus legneri* (Hym. Bethylidae) on Navel orangeworm, *Amyelois transitella* (Lep. Phycitidae) in California and Biological Control Potential. *Entomophaga 28*, 97 - 106.

Lindberg, H. (1956) The Insect Fauna of the Cape Verde Islands. *Proc Tenth Int Congr Ent 1*, 785 - 787

Lobin, W. (1982) Untersuchung über Flora, Vegetation und biogeografische Beziehungen der Kapverdischen Inseln. *Cour Forsch Inst Senckenberg 53*, 1 - 112.

Lobo, M.L. (1977) *Algumas pragas das culturas em Cabo Verde Sua identificação e combate*. MDR, Praia, 70 Seiten.

Lobo, M.L. & A. van Harten (in Vorbereitung) Luta Biológica contra as pragas de culturas em Cabo Verde. Situação actual e programas futuros.

Lobo Lima, M.L. & C. Klein-Koch (1981) Schwerpunkte in der integrierten Bekämpfung von Schadarthropoden auf den Kapverdischen Inseln (W-Afrika) *Mitt dtsch Ges allg angew Ent 3*, 60 - 65.

Malyĭ, L.P.; L.T. Krushchev; V.E. Likhovidov; V.M. Kuksenov & J.V. Sinchuk (1978) (The Use of Bacterial Preparations against Leaf-Eating Pests of Oak). *Lesnoe Khozyaĭstro 11*, 84 - 85 (russisch)

Marston, N.L. (1980) Sampling Parasitoids of Soybean Insect Pests. Seiten 481 - 504 in: Kogan, M. & D.C. Herzog (edit) *Sampling Methods in Soybean Entomology*. New York, 587 Seiten.

Mellini, E. (1975) Studi sui Ditteri Larvevoridi XXV. Sul determinismo ormonale delle influenze esercitatie dagli

ospiti sui loro parassiti. *Boll Ist. Ent. Univ Bologna 31*, 165 - 203.

Mellini, E. & C. Braga (1982) Importanza del livello di dispersione delle uove microtipiche per la moltiplicazione del parassita *Gonia cinerascens* Rond. *Bull Ist. Ent Univ Bologna 37*, 75 - 90.

Mertins, J.W. (1980) Life History and Behaviour of *Laelius pedatus*, a Gregarious Bethylid Ectoparasitoid of *Anthrenus verbasci*. *Ann. Entomol Soc. Am. 73*, 686 - 693.

Monteith, L.G. (1956) Influence of Host Movement on Selection of Hosts by *Drino bohemica* Mesnil, (Dipt., Tachinidae) as Determined in an Olfactometer. *Can. Ent. 88*, 583 - 586.

Monteith, L.G. (1964) Influence of the Health of the Food Plant of the Host on Host-Finding by Tachinid Parasite. *Can. Ent. 96*, 1.477 - 1.482.

Mück, O. (1985) *Estudos sobre os parasitas locais dos lepidópteros nocivos nas ilhas de Cabo Verde*. Eschborn, 103 Seiten (Abschlußbericht).

Mück, O.; S. Hassan; A.M. Huger & A. Krieg (1981) Zur Wirkung von *Bacillus thuringiensis* Berliner auf die parasitischen Hymenopteren *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae) und *Pimpla turionellae* (L.) (Ichneumonidae). *Z ang Ent 92*, 303 - 314.

Mück, O.; J. Passos de Carvalho; A. van Harten & B. Traub (in Vorbereitung) Os macrolepidópteros nocivos do arquipélago de Cabo Verde.

Nagaraja, H. (1978) Studies on *Trichogrammatoidea* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Oriental Insects 12*, 489 - 529.

Nagarkatti, S. & H. Nagaraja (1977) Biosystematics of *Tricho-*

gramma and *Trichogrammatoidea* Species. *Ann. Rev Entomol* 22, 157 - 176.

Neser, S. (1973) Biology and Behaviour of *Euplectrus* Species near *laphygmae* Ferrière (Hymenoptera: Eulophidae). *Entomol Mem. Dept Agric Tech Serv South Africa 32*, 31 Seiten.

Nettles, W.C. Jr. (1979) *Eucelatoria* sp. Females: Factors Influencing Response to Cotton and Okra Plants. *Environ. Entomol* 8, 619 - 623.

Nettles, W.C. Jr. (1980) Adult *Eucelatoria* sp. Response to Volatiles from Cotton and Okra Plants and from Larvae of *Heliothis virescens*, *Spodoptera eridiana*, and *Estigmene acrea*. *Environ Entomol* 9, 759 - 763.

Nixon, G.E.J. (1936) New Parasitic Hymenoptera from Africa (Proctotrupoidea Subfam. Telenominae) *Ann Mag nat Hist 10*, 558 - 564.

Nyström, V. (1958) Macrolepidoptera from the Cape Verde Islands. *Soc Scient Fenn. Comm. Biol* 17, 7, 36 Seiten.

Odell, T.M. & P.A. Godwin (1984) Host Selection by *Blepharia pratensis* (Meigen), a Tachinid Parasite of the Gypsy moth, *Lymantria dispar* L. *J Chem. Ecol* 10, 311 - 320.

Orr, D.B. & J.H. Borden (1983) Courtship and Mating Behaviour of *Megastigmus pinus* Parfitt (Hymenoptera: Torymidae). *J Entomol Soc Brit Columbia 80*, 20 - 24.

Patel, R.C. & R. Singh (1972) Biology and Breeding Method of *Goniophthalmus halli* Mesnil (Diptera: Tachinidae), a Larval Parasite of *Heliothis armigera* (Hbn.) *Indian J agric Sci* 42, 739 - 743.

Piek, T.; A. Buitenhuis; R.D. Veldsema-Curie & P. Mantel

(1983) Smooth Muscle Contracting Compounds in Venoms of Sphecid Wasps (Hym. Sphecidae). *Comp Biochem. Physiol* *75 C*, 153 - 159.

Piek, T.; J.H. Visser & R.L. Veenendaal (1984) Change in Behaviour of the Cockroach, *Periplaneta americana*, after Being Stung by the Sphecid Wasp *Ampulex compressa*. *Entomol exp & appl* 35, 195 - 203.

Pires, A. & C. Klein-Koch (1978) Probleme der angewandten Entomolgie auf den Kapverdischen Inseln. *Mitt. dtsch Ges. allg angew Ent* *1*, 252 - 255.

Puttler, B.; G. Gordh & S.H. Long (1980) Bionomics of *Euplectrus puttleri*, new species, an Introduced Parasite of the Velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis*, from South America. *Ann. Entomol Soc Am.* 73, 28 - 35.

Rabb, R.L. & J.R. Bradley (1970) Marking Host Eggs by *Telenomus sphingis*. *Ann Ent Soc Am.* 63, 1.053 - 1.056.

Rechav, Y. (1978) Biological and Ecological Studies on the Parasitoid *Chelonus inanitus* (Hym. Braconidae) in Israel. IV. Oviposition, Host Preferences and Sex Ratio. *Entomophaga* 23, 95 - 102.

Reed, W. (1965) *Heliothis armigera* (Hb.) (Noctuidae) in Western Tanganyika. I. Biology, with Special Reference to the Pupal Stage. *Bull Entomol Res* 56, 117 - 125.

Remadevi, O.K.; U.V.K. Mohamed; U.C. Abdurahiman & T.C. Narendran (1978) Oviposition Behaviour of *Perisierola nephantidis* Muesebeck (Bethylidae: Hymenoptera) a Larval Parasite of *Nephantis serinopa* Meyrick (Xyloricitidae: Lepidoptera) *Entomon* 3, 303 - 305.

Risbec, J. (1950) *La faune entomologique des cultures au Sénégal et au Soudan Français*. Gouvernement Général de

l'Afrique Occidentale Française. 639 Seiten.

Roome, R.E. (1979) Pupal Diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Botswana: its Regulation by Environmental Factors. *Bull Entomol Res* 69, 149 - 160.

Salt, G. (1937) The Sense Used by *Trichogramma* to Distinguish between Parasitized and Unparasitized Hosts. *Proc Roy Soc London* (B) *122*, 57 - 75.

Saraiva, A.C. (1961) "Conspectus" da entomofauna cabo-verdiana. *Junta de Investigações do Ultramar Estudos, Ensaios e Documentos 83*, 189 Seiten.

Saraiva, A.C. (1962) Problemas de entomologia agrícola do arquipélago de Cabo Verde. *Comm Missão Estud. agron. Ultram. Lisboa 35*, 164 Seiten.

Schell, S.C. (1943) The Biology of *Hadronotus ajax* Girault (Hymenoptera - Scelionidae), a Parasite of the Eggs of the Squash bug (*Anasa tristis* DeGeer). *Ann. Entomol Soc Am. 36*, 625 - 635.

Schmutterer, H.; A. Pires & C. Klein-Koch (1978) Zur Schädlingsfauna der Kapverdischen Inseln. *Z ang Ent 86*, 320 - 336.

Schwartz, A. (1975) Die besmettingspatroon van valskodlingmot by nawels onder verskillende plaagbeheerpraktyke. *Citrus and Subtropical Fruit Journal 504*, 19 - 21.

Schwartz, A. (1977) 'N tegniek vir die massateling van die eierparasiet *Trichogrammatoidea lutea* Girault, op die eiers van valskodlingmot. *Citrus and Subtropical Fruit Journal 554*, 6 - 8.

Schwartz, A. & D. Gerling (1974) Adult Biology of *Telenomus*

remus (Hymenoptera: Scelionidae) under Laboratory Conditions. *Entomophaga* 19, 482 - 492.

Sechser, B. (1970) Der Parasitenkomplex des Kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata* L.) (Lep., Geometridae) unter besonderer Berücksichtigung der Kokonparasiten. *Z ang Ent* 66, 1 - 35.

Shaw, M.R. (1981) Delayed Inhibition of Host Development by the Nonparalyzing Venoms of Parasitic Wasps. *J Invert Path.* 37, 215 - 221.

Simmonds, F.J. (1958) The Successful Breeding of *Palpozenillia palpalis* (Ald.) (Diptera, Tachinidae) a Parasite of *Diatraea* spp. *Trop Agr* 35, 218 - 224.

Strand, M.R. & S.B. Vinson (1983) Host Acceptance Behavior of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann Ent Soc Am.* 76, 781 - 785.

Suzuki, Y.; H. Tsuji & M. Sasakawa (1984) Sex Allocation and Effects of Superparasitism on Secondary Sex Ratios in the Gregarious Parasitoid, *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) *Anim. Behav* 32, 478 - 484.

Thompson, A.C.; J.P. Roth & G.E. King (1983) Larviposition Kairomone of the Tachinid *Lixophaga diatraeae*. *Environ Entomol* 12, 1.312 - 1.314.

Vanderzant, E.S.; C.D. Richardson & S.W. Ford Jr. (1962) Rearing of the Bollworm on Artificial Diet. *J Econ Entomol* 55, 140.

Varley, G.C. & G.R. Gradwell (1958) Oak defoliators in England. *Proc Tenth Int. Congr Ent* 4, 133 - 136.

Waage, J.K. (1982) Sib-Mating and Sex Ratio Strategies in

Scelionid Wasps. *Ecolog Entomol* 7 103 - 112.

Weseloh, R.M. (1981) Relationship between Colored Sticky Panel Catches and Reproductive Behavior of Forest Tachinid Parasitoids. *Environ Entomol 10*, 131 - 135.

Anhang 1: Systematisches Verzeichnis der Schadlepiopteren und ihrer Futterpflanzen auf den Kapverden

TORTRICIDAE

Ancylis lutescens Meyrick: *Zizyphus mauritiana* Lam.

Cryptophlebia leucotreta Meyrick: Annona, Avocado, Baumwolle, Guajave, Jojoba, Knoblauch, Mais, Okra, Orange, Paprika, Rizinus, Tamarinde, *Khaya senegalensis* A. Juss (Meliaceae), *Zizyphus mauritiana* Lam.

Olethreutes wahlbergiana Zeller: Rizinus

Strepsicrates rhotia Meyrick: Guajave, *Eucalyptus* sp.

YPONOMEUTIDAE

Prays citri Millière: Orange, Zitrone

PLUTELLIDAE

Plutella xylostella (L.) Kohl, *Nasturtium oficinale* R.Br. (Cruciferae), *Diplotaxis voegelii* (Webb) (Cruciferae)

LYONETIIDAE

Opogona sacchari (Bojer) Banane, Kohl, Papaja

GRACILLARIIDAE

Acrocercops caerulea Meyrick: Bohnen (*V unguiculata*, *P lunatus*, *D lablab*)

Caloptilia soyella v. Deventer: Straucherbse

GELECHIIDAE

Brachmia convolvuli Walsingham: Süßkartoffel, *Ipomaea pes-caprae* (L.) (Convolvulaceae)

Onebala lamprostoma Zeller: Süßkartoffel

Pectinophora gossypiella (Saunders) Baumwolle, Okra

Phthorimaea operculella (Zeller) Kartoffel, Tomate

Scrobipalpa heliopa (Lowry) Tabak

Zizyphia cleodorella Chretien: *Zizyphus mauritiana* Lam.

PYRALIDAE

Cryptoblabes gnidiella Mabille: Mango, Rizinus

Diaphania indica (Saunders) Kürbis, Melone, *Citrullus colocynthis* Schrader (Cucurbitaceae)

Etiella zinckenella (Treitschke) Bohnen, Straucherbse

Hellula undalis (Fabricius) Kohl

Hymenia recurvalis (Fabricius) Rote Bete, *Amaranthus* spp. (Amaranthaceae)

Lamprosema indicata (Fabricius) Bohnen, Luzerne

Maruca testulalis (Geyer) *D lablab*, Straucherbse

Phycita ?eremica Amsel: Rizinus, *Faidherbia albida* A. Chev. (Leguminosae)

Phycita pachylepidella Hampson: *Zizyphus mauritiana* Lam.

Sylepta derogata (Fabricius) Baumwolle

PTEROPHORIDAE

Marasmarcha pumilio Zeller: Straucherbse, u.a. Leguminosae, deren Schoten stark mit Drüsenhaaren besetzt sind

Spenarches caffer Zeller: Kürbis, *Lagenaria vulgaris* Seringe (Kalabasse)

PAPILIONIDAE

Papilio demodocus Esper: Orange, Tangerine, Zitrone, *Ruta chalepensis* L. (Rutaceae)

LYCAENIDAE

Lampides boeticus (L.) Bohnen, Straucherbse, *Crotalaria* sp. (Leguminosae)

Leptodes pirithous (L.) Luzerne

Virachola dinomenes Grose-Smith: *Acacia seyal* Del. (Leguminosae)

GEOMETRIDAE

Chloroclystis derasata (Bastelberger) Tangerine, Zitrone, *Prosopis juliflora* DC. (Leguminosae)

Chlorissa faustinata vermiculata (Warren) Luzerne, Mango, Orange, Zitrone, *Lantana camara* L. (Verbenaceae)

Comibaena esmeralda (Warren) Guajave

Tephrina pulinda deerraria Walker: Luzerne, *Acacia seyal* Del., *Parkinsonia aculeata* L. (Leguminosae)

Thalassodes digressa (Walker) Rizinus, Rose, *Eucalyptus* sp.,

Terminalia catappa L. (Combretaceae)

SPHINGIDAE

Acherontia atropos (L.) Bohnen, Kartoffel, *Datura* sp. (Solanaceae)

Hippotion celerio (L.) Weinrebe, *Boerhavia* spp. (Nyctagineae)

NOCTUIDAE

Agrotis segetum Denis & Schiffermüller: Kartoffel, Knoblauch, Kohl, Möhre, Tomate, Zwiebel

Agrotis spinifera (Hübner) Kartoffel

Chrysodeixis acuta (Walker) Süßkartoffel, Tomate

Chrysodeixis chalcites (Esper) Bohnen, Kartoffel, Kürbis, Mais, Möhre, Tomate, *Chenopodium* sp.(Chenopodiaceae)

Ctenoplusia limbirena (Guenée) Pfefferminze, Tabak

Discestra trifolii (Hufnagel) Kohl, Rote Bete, *Atriplex* sp. (Chenopodiaceae), *Chenopodium* sp.

Earias insulana (Boisduval) Baumwolle, Okra

Eublemma ?polygramma (Duponchel) Mais, Mango, Rizinus, Zitrone

Heliothis armigera (Hübner) Bohnen, Erdnuß, Kartoffel, Kohl, Kürbis, Mais, Möhre, Okra, Salat, Straucherbse, Tabak, Tomate, Zitrone, Zwiebel, *Blainvillea gayana* Cass. (Compositae), *Nicotiana glauca* Graham (Solanaceae), *Trichodesma africanum* (L.) (Boraginaceae), *Ipomaea pes- caprae* (L.), *Abutilon pannosum* (Forst. fil.) (Malvaceae), *Indigofera tinctoria* L. (Leguminosae), *Chenopodium* sp.

Heliothis peltigera (Denis & Schiffermüller) Mais, *Acanthospermum hispidum* DC. (Compositae)

Mythimna loreyi (Duponchel) Mais, *Arundo donax* L. (Gramineae)

Sesamia nonagrioides (Lefebvre) Mais, Zuckerrohr

Spodoptera exempta (Walker) Mais, div. Gramineae

Spodoptera exigua (Hübner) Kohl, Rote Bete

Spodoptera littoralis (Boisduval) Kohl, Kürbis, Luzerne, Mais, *Chenopodium* sp.

Trichoplusia ni (Hübner) Kohl, Kartoffel, Tomate, *Plantago major* L. (Plantagineae), *Solanum nigrum* L. (Solanaceae)

Trichoplusia orichalcea (Fabricius): Kohl, Kartoffel, Luzerne, Salat, Tomate

Anhang 2: Systematisches Verzeichnis der Wirte und ihrer Primärparasiten auf den Kapverden

TORTRICIDAE

Cryptophlebia leucotreta Meyrick: *Apanteles* sp. (*laevigatus*-Gruppe), *Goniozus* sp.

Olethreutes wahlbergiana Zeller: *Drino zonata* Curran, *Apanteles* sp. (*laevigatus*-Gruppe), *Goniozus* sp.

Strepsicrates rhotia Meyrick: *Drino zonata* Curran, *Goniozus* sp.

YPONOMEUTIDAE

Prays citri Millière: *Bracon* sp., Gen. sp. (Braconidae: ?Rogadinae)

PLUTELLIDAE

Plutella xylostella (L.) *Drino zonata* Curran, *Apanteles* sp. (*laevigatus*-Gruppe), *Bracon* sp., *Hockeria* sp.

GRACILLARIIDAE

Acrocercops caerulea Meyrick: *Stenomesius bitinctus* Ferrière

Caloptilia soyella v. Deventer: *Sympiesis ?lindbergi* Hedqvist

GELECHIIDAE

Brachmia convolvuli Walsingham: *Apanteles* sp., *Bracon* sp.

PYRALIDAE

Etiella zinckenella (Treitschke) *Bracon ?etiellae* (de Saeger), *Bracon* sp., *Phanerotoma* sp., *Goniozus* sp.

Hellula undalis (Fabricius) *Bracon* sp.

Hymenia recurvalis (Fabricius) *Apanteles hemara* Nixon

Lamprosema indicata (Fabricius) *Apanteles* sp., *Trichogrammatoidea lutea* Girault, *Elasmus* sp., *Goniozus* sp.

Maruca testulalis (Geyer) *Bracon* sp.

Phycita ?eremica Amsel: *Goniozus* sp.

Sylepta derogata (Fabricius) *Bracon* sp.

PTEROPHORIDAE

Marasmarcha pumilio Zeller: *Apanteles progahinga* Hedqvist

PAPILIONIDAE

Papilio demodocus Esper: *Trichogrammatoidea lutea* Girault, *Telenomus demodoci* Nixon

GEOMETRIDAE

Tephrina pulinda deerraria Walker: *Drino zonata* Curran

Thalassodes digressa (Walker) *Drino zonata* Curran

SPHINGIDAE

Acherontia atropos L. *Drino ciliata* Wulp

Hippotion celerio L. *Trichogrammatoidea lutea* Girault

NOCTUIDAE

Agrotis segetum Denis & Schiffermüller: *Homolobus truncatoides* van Achterberg

Chrysodeixis acuta (Walker) *Euplectrus* sp.

Chrysodeixis chalcites (Esper) *Trichogrammatoidea lutea* Girault, *Euplectrus* sp.

Discestra trifolii (Hufnagel) *Drino zonata* Curran

Heliothis armigera (Hübner) *Goniophthalmus halli* Mesnil, *Trichogrammatoidea lutea* Girault

Mythimna loreyi (Duponchel) *Drino zonata* Curran

Sesamia nonagrioides (Lefebvre) *Drino zonata* Curran, *Gonia rufifrons* Wiedemann, ?*Platytelenomus busseolae* (Gahan)

Spodoptera exempta (Walker) *Gonia rufifrons* Wiedemann

Trichoplusia ni (Hübner) *Cadurciella* ?*rufipalpis* Villeneuve, *Drino zonata* Curran, *Trichogrammatoidea lutea* Girault, *Euplectrus* sp.

Trichoplusia orichalcea (Fabricius) *Drino zonata* Curran, *Aleiodes* sp., *Euplectrus* sp.

Anhang 3: Übersicht über die Sammlungen, in denen Referenzmaterial der in dieser Arbeit behandelten Insekten hinterlegt ist

Makrolepidopteren: Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe
Mikrolepidopteren: British Museum (Natural History), London
Tachinen: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
Braconiden: Rijksmuseum van Naturlijke Historie, Leiden
Természettudományi Múzeum Allattára, Budapest
Trichogrammatiden: Sammlung H. Nagaraja, Manila
Eulophiden, Pteromaliden: Sammlung M.J. Gijswijt, Ankeveen
Bethyliden: Department of Entomology, University of California, Riverside

Daneben sind Exemplare aller behandelten Insekten in der Sammlung des Centro de Estudos Agrários, São Jorge dos Orgãos, hinterlegt.

Farbtafel I: Lokale Parasiten der Kapverden.

a *Goniophthalmus halli* Mesnil

b *Drino zonata* Curran

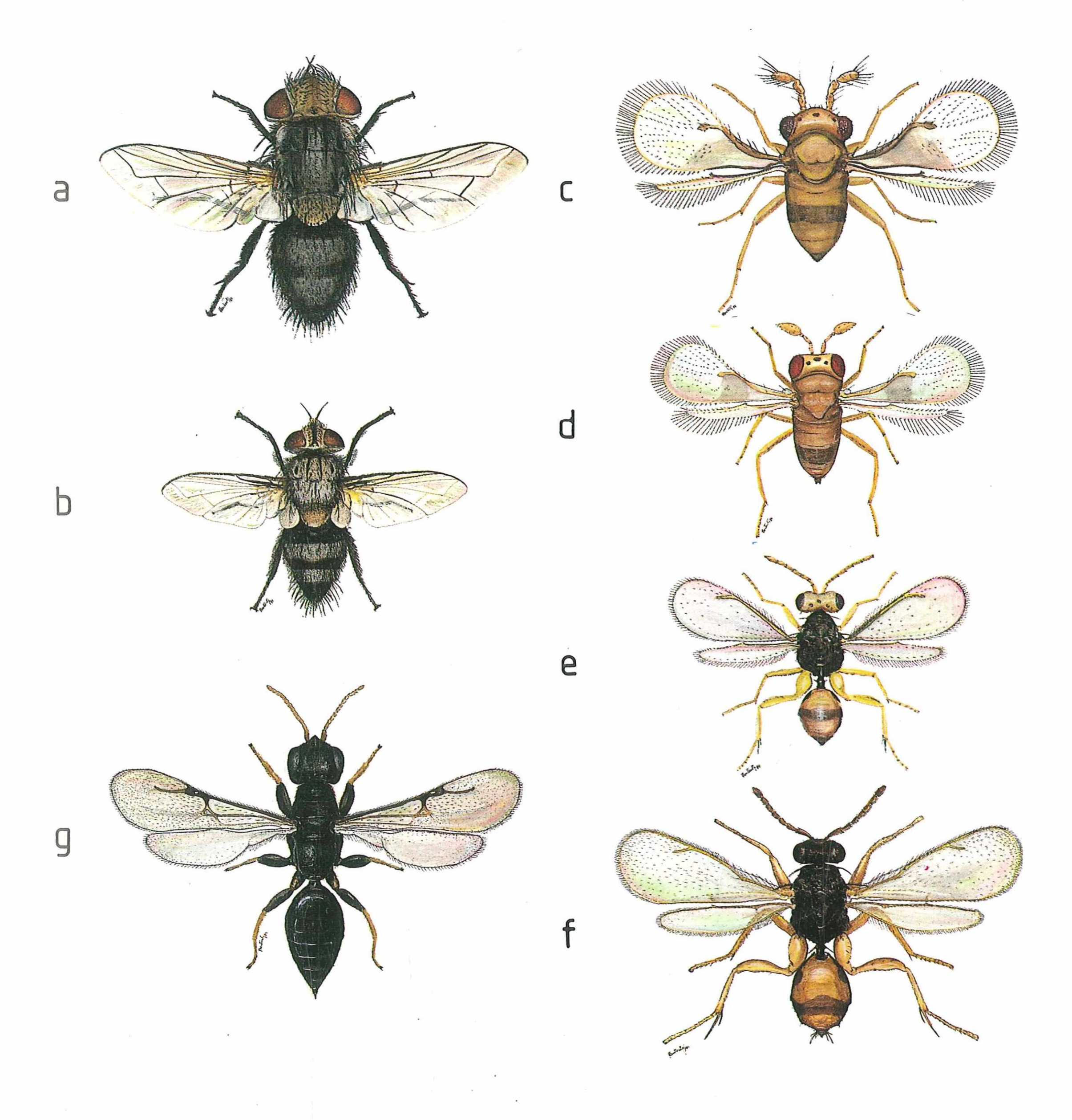
c *Trichogrammatoidea lutea* Girault, ♂

d *Trichogrammatoidea lutea* Girault, ♀

e *Euplectrus* sp., ♂

f *Euplectrus* sp., ♀

g *Goniozus* sp., ♀.



I

Farbtafel II: Zyklen von *Papilio demodocus* Esper und *Telenomus demodoci* Nixon.

a Zitronenzweig mit verschiedenen Entwicklungsstadien von *P demodocus*: Eier, Raupen und Präpuppe beim Spinnen des Gürtels

b letztes Raupenstadium von *P demodocus*

c Puppe von *P demodocus*

d Falter von *P demodocus*

e Ei von *P demodocus*

f Parasitierung des Eis durch *T demodoci*

g parasitiertes Wirtsei

h schlüpfender Parasit

i adultes Weibchen von *T demodoci*.

e

a

f

b

g

c

h

d

II

i

Farbtafel III Zyklus von *Goniozus* sp.

a Fraßbild des Wirtes *Lamprosema indicata* (Fabricius) an *Phaseolus vulgaris* (L.)

b adultes Weibchen von *Goniozus* sp.

c Weibchen bei der Lähmung einer Wirtsraupe

d Wirtsraupe mit Parasiteneiern

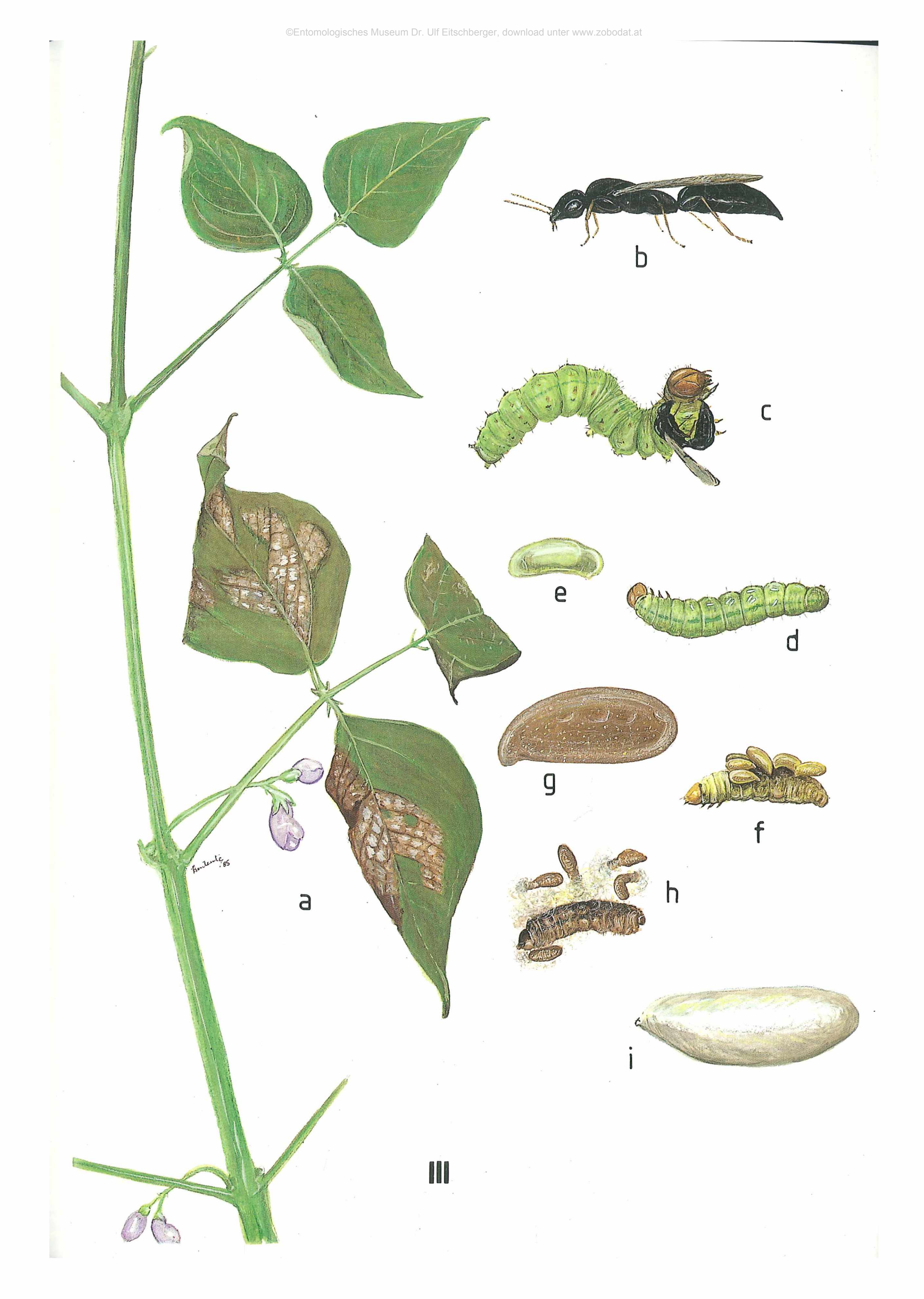
e Parasitenei kurz vor dem Schlüpfen

f Wirtsraupe mit Parasitenlarven

g Parasitenlarve

h Parasitenlarve beim Einspinnen

i Kokon von *Goniozus* sp.


b
c
e
d
g
f
h
a
i
III